



Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Sciences agronomiques et écologiques

présentée et soutenue publiquement par

Denis CORNET

14 janvier 2015

**Influence des premiers stades de croissance sur la variabilité du
rendement parcellaire de deux espèces d'igname (*Dioscorea* spp.)
cultivées en Afrique de l'Ouest**

Directeur de thèse : **Benoît GABRIELLE**
Co-encadrement de la thèse : **Jorge SIERRA**

Jury

Mme. Monique BODSON, Professeur, Université de Liège, Belgique

M. Emmanuel FROSSARD, Professeur, ETH Zurich, Suisse (Président de Jury)

Mme Aurélie METAY, Maître de Conférences, Montpellier SupAgro

M. Philippe LETOURMY, Chercheur, CIRAD

M. Benoît GABRIELLE, Professeur, AgroParisTech (Directeur de thèse)

M. Jorge SIERRA, Directeur de Recherche, INRA (Encadrant)

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Examineur

à Bertrand Ney (1956-2013)

J'ai rencontré Bertrand lors de mon premier comité de thèse. Je me disais qu'avec le niveau de responsabilité qui était le sien, son implication serait minime. Surtout sur une plante aussi marginale que l'igname. A la fin de ce premier comité, j'avais non seulement un directeur de thèse intéressé, curieux et intéressant, mais surtout une pêche d'enfer, une motivation à toute épreuve et l'envie. Bertrand était comme ça, capable de s'intéresser sincèrement aux sujets scientifiques mais surtout aux personnes qui les abordent ; et par là même, de donner l'envie. Il était capable de faire confiance sans cesser de s'impliquer. Son humanité lui permettait d'exprimer une exigence scientifique à l'abri des rivalités, d'être écouté et d'écouter.

Par la suite, nous nous sommes revus à plusieurs reprises, à Paris, ou lors de ses séjours en Guadeloupe. Avec le recul, je mesure quelle chance j'avais de soustraire Bertrand à ses obligations durant ces séjours. Scientifiquement, les échanges étaient riches. Bertrand arrivait à être pédagogique sans être condescendant. Mais une fois la journée de travail terminée, il avait plaisir à laisser le travail de côté, à discuter avec mes filles et mon épouse, à s'intéresser, encore, à d'autres sujets et d'autres personnes.


Quand le moral est au plus bas, je l'entends me dire « dis, mon p'tit chou, tu oublies la biomasse racinaire dans le calcul de la RUE... ». Et je souris, car il n'y avait que lui pour appeler un grand belge de deux mètres, « mon p'tit chou ». Merci Bertrand pour ces moments partagés, pour tes conseils et pour ta confiance qui, malgré la tristesse, continuent de me donner envie.

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier mes encadrants, Raymond Bonhomme en coulisse et Jorge Sierra en couleur. Merci Raymond pour ta disponibilité, ton franc-parler et ton humanité ces 10 dernières années. Merci à Jorge qui, au-delà des incompréhensions levées par le dialogue ~~belge-argentin~~ argentino-belge, a réussi brillamment le passage quotidien de la science du sol caribéenne, à l'ésotérique étude bayésienne des ignames africaines (et ce, même pendant la coupe du monde !). Vous m'avez tous les deux apporté énormément, scientifiquement mais aussi humainement.

Merci à Benoît Gabrielle qui a accepté au pied levé l'encadrement d'une thèse qui, comme son sujet, était orpheline. Merci également à Emmanuel Frossard, Monique Bodson, Aurélie Metay et Philippe Letourmy pour avoir accepté de faire partie de mon jury. Mes remerciements vont aussi à Corinne Fiers et au personnel de l'école doctoral ABIES pour leur disponibilité et leur compréhension.

Je remercie chaleureusement Douwirou Damissi, Clément Adiba, Marius Sodanhoun et Joël Lawson pour leur aide précieuse au champ. A leur contact, j'ai appris comment cultiver l'igname mais aussi comment me cultiver au contact de cette civilisation de l'igname. J'adresse toute ma gratitude à Manuele Tamo et François Bussière qui m'ont ouvertes grandes les portes de l'IITA et de l'INRA. Un grand merci à Régis Tournebize pour son accueil, son amitié et sa générosité à partager tant ses connaissances que son miel (le meilleur miel tropical français au monde !).

Enfin, j'adresse mes tendres remerciements à ma famille. Mes parents qui sont en quelque sorte les coupables indirects de ce qui suit. Mes filles **Nell**, **Fany** et **Léa** pour leur patience et leur admiration qui donne confiance (si si, elles arrivent les crêpes). Et bien sûr  **Am**, mon épouse, pour sa vigilance, son amour et sa compréhension qui m'ont permis ces derniers mois de me plonger dans la rédaction de la thèse tout en conservant une place douillette où me ressourcer les jours de cafards ; et qui, bientôt, connaîtra le même sort (es-tu vraiment bien sûre de le vouloir ? ☺)...

Influence des premiers stades de croissance sur la variabilité du rendement parcellaire de deux espèces d'igname (*Dioscorea* spp.) cultivées en Afrique de l'Ouest

Résumé :

En Afrique de l'Ouest, l'igname est traditionnellement une culture itinérante, installée après défriche-brûlis d'une jachère longue. L'état actuel des connaissances sur le fonctionnement de la culture est insuffisant pour permettre d'élaborer des alternatives durables à ce mode de conduite pénalisant pour l'environnement. Des études récentes montrent que la variabilité du rendement entre plantes d'une même parcelle constitue un verrou majeur à l'amélioration de la culture d'igname. Actuellement, la cause de cette variabilité reste inexpliquée et freine les tentatives d'intensification des systèmes de culture. Dans ce contexte, l'objectif de la thèse était d'étudier la variabilité interplante des deux espèces majeures d'igname en Afrique de l'Ouest (*Dioscorea alata* et *D. rotundata*), et plus particulièrement : de la quantifier, d'en identifier les causes et d'en estimer les conséquences physiologiques, agronomiques, et économiques.

Une série de 11 expérimentations menées de 2006 à 2009 sur deux sites au Bénin nous a permis de démontrer que la variabilité de rendement entre plantes d'igname était nettement supérieure à celle des autres cultures à tubercules, telles que la pomme de terre ($CV > 40\%$ et $CV < 20\%$, respectivement) et s'exprimait dès les premiers stades de croissance. Les causes de cette variabilité ont été identifiées et leurs effets directs et indirects ont été quantifiés en utilisant un modèle graphique de type réseau bayésien. Ces résultats montrent qu'aux densités de plantations traditionnelles en Afrique de l'Ouest (0,4 à 1 plante m^{-2}), il n'y a pas de compétition entre plantes. En revanche, le matériel de plantation utilisé introduit une forte variabilité initiale entre individus via la taille des semenceaux et la date d'émergence.

Nous avons mis au point un modèle à l'échelle de la plante permettant de simuler la croissance de l'igname en fonction des facteurs responsables de la variabilité du rendement, et son développement en fonction de la photopériode et de la température. Le modèle prédit bien les rendements individuels observés. Les observations ainsi que les prédictions montrent clairement que les plantes émergées plus tardivement, ou issues de semenceaux de faible qualité, auront une croissance ralentie, une tubérisation initiée trop rapidement et finalement, un rendement plus faible. En comparaison avec l'utilisation d'un matériel de plantation théorique, plus homogène, calqué sur celui de la pomme de terre, ces pertes sont estimées, en moyenne, à 22 et 27% du rendement pour *D. alata* et *D. rotundata* respectivement. En tenant compte du prix de vente saisonnier et du coût des semenceaux, cette perte de rendement se traduit par une réduction du profit de l'agriculteur de 30 et 40%, respectivement.

Pour la culture d'igname en Afrique de l'Ouest, les conséquences agronomiques et économiques de la variabilité de la croissance et du développement entre plantes d'une même parcelle, plaident en faveur du développement d'une filière de production de semenceaux de qualité.

Mots-clés : ignames (*Dioscorea* spp.), variabilité du rendement, émergence, modélisation, Afrique de l'Ouest, matériel de plantation, réseau bayésien, photopériode.

Influence of early growth on interplant yield variability of the two main yam species in West Africa.

Abstract:

In West Africa, shifting cultivation using the slash and burn technique is the traditional yam cropping system. Current knowledge is insufficient to elaborate and recommend sustainable alternatives to this cropping system, which threatens the environment. Recent studies have shown unexplained interplant yield variability to be an important brake on the improvement of yam production system that hinders intensification attempts. In this context, the objective of the thesis was to study yield interplant variability of the two main yam species (*Dioscorea alata* and *D. rotundata*) and more specifically to quantify this variability, to identify its causes and to estimate its physiological, agronomic and economic consequences.

A set of 11 experiments carried out between 2006 and 2009 at two locations in Benin, enabled us to demonstrate that interplant variability of yam yield is much higher than that of similar tuber crops, such as potato ($CV > 40\%$ and $CV < 20\%$, respectively) and that it appears at an early growth stage. Causes of this variability were identified and their direct and indirect effects were quantified using a Bayesian network. At common planting densities ($0.4-1 \text{ plants m}^{-2}$), these results showed that there was no competition between plants. In contrast, the use of traditional planting material introduced important initial variability between individual plants, especially in the observed emergence date and seed-tuber weight.

We developed a plant model to simulate yam growth as a function of factors affecting yield variability and yam development as a function of daily photoperiod and temperature. The model gives good estimates of observed plant yield. Observations and simulations both demonstrate that delayed emergence and lower seed-tuber quality (lower weight) lead to a slower vegetative growth, unduly early tuber initiation and finally a lower yield. In comparison with the use of a theoretical planting material based on the potato, the use of traditional planting material resulted in a 22 and 27% yield loss for *D. alata* and *D. rotundata* respectively. Taking into account the seasonal selling price of the crop and the cost of the seed tubers, the yield loss represents a decrease of 30 and 40% in profit for the producer.

Agronomic and economic consequences of the interplant yield variability would suggest the development of a quality seed-tuber production system to the benefit of yam cropping in West Africa.

Keywords: yams (*Dioscorea* spp.), yield variability, emergence, plant modeling, West Africa, planting material

Table des matières

<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	<u>14</u>
---	------------------

<u>CHAPITRE 1 ETAT DE L'ART</u>	<u>16</u>
--	------------------

1.1. LES IGNAME	17
------------------------------	-----------

1.1.1. IMPORTANCE ET REPARTITION DES IGNAME DANS LE MONDE	17
---	----

1.1.2. ETAT DES CONNAISSANCES.....	19
------------------------------------	----

1.1.3. ECOLOGIE DES IGNAME	20
----------------------------------	----

1.1.4. MORPHOLOGIE ET CYCLE DE DEVELOPPEMENT.....	23
---	----

a. De la maturité du tubercule à la levée de la dormance (phase 1).....	24
---	----

b. De la germination à la levée des premiers organes (Phase 2).....	24
---	----

c. La croissance, le développement végétatif et l'initiation du tubercule (Phase 3).....	25
--	----

d. La phase de tubérisation rapide (phase 4).....	27
---	----

e. Du début de la sénescence à la maturité du tubercule (Phase 5)	27
---	----

1.2. L'IGNAME EN AFRIQUE DE L'OUEST	28
--	-----------

1.2.1. PRATIQUES CULTURALES	28
-----------------------------------	----

1.2.2. MODE DE CONSOMMATION	32
-----------------------------------	----

1.2.3. AMELIORATION DES SYSTEMES DE PRODUCTION.....	35
---	----

1.3. LA VARIABILITE DE RENDEMENT ENTRE PLANTES.....	37
--	-----------

1.3.1. LES CAUSES ET CONSEQUENCES DE LA VARIABILITE INTERPLANTE.....	37
--	----

1.3.2. L'UTILISATION DES RESEAUX BAYESIENS COMME METHODE D'IDENTIFICATION DES CAUSES DE VARIABILITE ET DE LEUR INTERACTION CHEZ L'IGNAME.....	39
---	----

1.3.3. LES STATISTIQUES DE MESURE DE LA VARIABILITE.....	39
--	----

<u>CHAPITRE 2 CONTEXTE EXPERIMENTAL ET OBJECTIFS DE L'ETUDE</u>	<u>42</u>
---	------------------

2.1. EXPERIMENTATIONS	43
------------------------------------	-----------

2.1.1. ZONE D'ETUDE.....	43
--------------------------	----

2.1.2. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX.....	46
---------------------------------------	----

2.2. HYPOTHESES DE TRAVAIL ET OBJECTIFS DE L'ETUDE.....	51
2.3. ORGANISATION DU MEMOIRE	52

CHAPITRE 3 CARACTERISATION DE LA VARIABILITE DE TAILLE ET DE RENDEMENT EN CULTURE D'IGNAME, EN RELATION AVEC LA DATE D'EMERGENCE INDIVIDUELLE..... 54

YAMS PLANT SIZE HIERARCHY AND YIELD VARIABILITY: EMERGENCE TIME IS CRITICAL..... 55

3.1. INTRODUCTION.....	56
3.2. MATERIALS AND METHODS	58
3.2.1. EXPERIMENTAL SITE.....	58
3.2.2. PLANT SAMPLING.....	59
3.2.3. STATISTICAL ANALYSIS.....	60
3.3. RESULTS.....	62
3.3.1. YIELD VARIABILITY	62
3.3.2. INDIVIDUAL SIZE DISTRIBUTION OVER TIME	62
3.3.3. INFLUENCE OF EMERGENCE DATE ON SUBSEQUENT PLANT YIELD	64
3.3.4. INFLUENCE OF EMERGENCE DATE ON PLANT YIELD COMPONENTS.....	65
3.4. DISCUSSION.....	67
3.4.1. YAM PLANT SIZE HIERARCHY.....	67
3.4.2. CONSEQUENCES	68

CHAPITRE 4 RELATIONS ENTRE PRATIQUES CULTURALES, CROISSANCE INITIALE DE L'IGNAME ET COMPOSANTES DU RENDEMENT..... 72

BAYESIAN NETWORK MODELING OF EARLY GROWTH STAGES EXPLAINS YAM INTERPLANT YIELD VARIABILITY IN WEST AFRICA..... 73

4.1. INTRODUCTION.....	74
4.2. MATERIALS AND METHODS	76
4.2.1. EXPERIMENTAL SITES	76
4.2.2. EXPLANATORY VARIABLES.....	77

4.2.3. ADDITIVE BAYESIAN NETWORK	79
4.2.4. GRAPHICAL REPRESENTATION	80
4.2.5. GLOBALLY OPTIMAL MODEL SELECTION.....	80
4.2.6. ADJUSTMENT FOR OVER-FITTING	81
4.3. RESULTS.....	83
4.3.1. ADDITIVE BAYESIAN NETWORKS.....	83
4.3.2. EMERGENCE AND EARLY GROWTH	88
4.3.3. PLANT YIELD COMPONENTS	90
4.4. DISCUSSION.....	91
4.4.1. BIOLOGICAL FRAMEWORK	91
4.4.2. AGRONOMICAL OPPORTUNITIES FOR IMPROVEMENT AND ACTION PRIORITIES.....	92
4.4.3. IMPORTANCE OF SEED-TUBER QUALITY FOR YAM PRODUCTION	93
4.5. CONCLUSIONS	94

CHAPITRE 5 MISE AU POINT DE MODELES ALLOMETRIQUES PERMETTANT L'ESTIMATION DE LA CROISSANCE VEGETATIVE DES IGNAMEs 96

ASSESSING ALLOMETRIC MODELS TO PREDICT VEGETATIVE GROWTH OF YAMS IN DIFFERENT ENVIRONMENTS..... 97

5.1. INTRODUCTION.....	98
5.2. MATERIALS AND METHODS	100
5.2.1. DATA COLLECTION	100
5.2.2. STATISTICAL ANALYSIS.....	102
5.2.3. MODEL SELECTION	102
5.2.4. TESTING COVARIATES AND MODEL CALIBRATION.....	103
5.2.5. MODEL VALIDATION AND MINIMUM SAMPLE SIZE.....	104
5.3. RESULTS AND DISCUSSION	105
5.3.1. MODEL SELECTION	105
5.3.2. YEAR, SITE AND CULTIVAR EFFECTS ON ALLOMETRIC MODELS	108
5.3.1. MODEL VALIDATION.....	109

5.4. CONCLUSION.....	114
----------------------	-----

CHAPITRE 6 MODELISATION DES CONSEQUENCES ECONOMIQUES ET AGRONOMIQUES DE LA VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE A L'ECHELLE DE LA PARCELLE. 116

MODELLING PHYSIOLOGICAL, AGRONOMIC AND ECONOMIC CONSEQUENCES OF YAM HETEROGENEOUS PLANTING MATERIAL IN WEST AFRICA 117

6.1. INTRODUCTION.....	118
------------------------	-----

6.2. MATERIALS AND METHODS	120
----------------------------------	-----

6.2.1. DATA SETS.....	120
-----------------------	-----

6.2.2. YAM INDIVIDUAL PLANT GROWTH MODEL.....	121
---	-----

6.2.3. YAM INDIVIDUAL PLANT DEVELOPMENT MODEL	122
---	-----

6.2.4. MODEL SELECTION	123
------------------------------	-----

6.2.5. ESTIMATION OF MODEL PARAMETERS	124
---	-----

6.2.6. SIMULATIONS	125
--------------------------	-----

6.2.7. PROFITABILITY OF TRADITIONAL AND IMPROVED PLANTING MATERIAL.....	125
---	-----

6.3. RESULTS.....	127
-------------------	-----

6.3.1. MODEL SELECTION	127
------------------------------	-----

6.3.2. PARAMETER OPTIMIZATION FOR THE POTATO MODEL.....	128
---	-----

6.3.3. GROWTH STAGES.....	129
---------------------------	-----

6.3.4. SIMULATED CROP YIELD	131
-----------------------------------	-----

6.3.5. PROFITABILITY OF TRADITIONAL AND IMPROVED PLANTING MATERIAL.....	133
---	-----

6.4. DISCUSSION.....	134
----------------------	-----

6.4.1. MODEL PERFORMANCE	134
--------------------------------	-----

6.4.2. SIMULATION OF YAM PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT	135
---	-----

<u>CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....</u>	138
--	------------

<u>BIBLIOGRAPHIE.....</u>	146
----------------------------------	------------

Introduction générale

Les ignames appartiennent au genre *Dioscorea*. Elles sont cultivées depuis plus de 12000 ans et la consommation de leurs tubercules remonte au paléolithique moyen. Leur protoculture, consistant à planter des ignames sauvages près des habitations et à les exploiter, est souvent citée comme une des premières formes de transition vers l'agriculture (Coursey 1976). Il est intéressant de noter que si l'on connaît surtout les ignames comme culture vivrière en Afrique et en Océanie, leur tubercule était aussi consommé au Japon, bien avant l'introduction du riz, et qu'en France, il existe une production d'igname depuis plus d'un siècle. Le genre *Dioscorea* est en effet ubiquiste et cultivé à travers le monde à des fins principalement alimentaires. Les ignames alimentaires regroupent une dizaine d'espèces principalement réparties en zones intertropicales ; ces espèces participent à la sécurité alimentaire de nombreuses populations en Océanie et dans la Caraïbe. Cependant, c'est en Afrique de l'Ouest que plus de 90% de la production mondiale est actuellement réalisée. Deux espèces contribuent majoritairement à cette production, il s'agit de *D. rotundata*, espèce originaire d'Afrique de l'Ouest, et *D. alata*, espèce originaire d'Asie du Sud-Est et introduite en Afrique dans le courant du 16^{ème} siècle.

En 2013, l'Afrique de l'Ouest (Nigéria, Bénin, Togo, Côte d'Ivoire et Ghana principalement) produisait 55 millions de tonnes, faisant de l'igname la deuxième production alimentaire de la région. Sa culture reste extensive et consomme peu, voire aucun intrant. Pourtant, elle est jugée exigeante en matière de fertilité des sols et se place prioritairement en tête de rotation après une jachère longue, obligeant l'agriculteur à chercher toujours plus loin les zones propices à sa culture. A terme, ce mode de production itinérant, fortement dommageable pour l'environnement, est condamné par l'épuisement des ressources naturelles. La demande croissante en ignames accélère la déforestation des dernières zones boisées, et fait de la sédentarisation de l'igname une problématique centrale pour la sécurité alimentaire en Afrique de l'Ouest. Ces 40 dernières années, la production d'igname en Afrique de l'Ouest a plus que quadruplé, démontrant ainsi que l'intérêt pour ce tubercule dépasse largement les populations traditionnellement consommatrices et inclut maintenant les grands centres urbains. Cette augmentation de la production s'est principalement faite par extension des surfaces cultivées : l'augmentation de rendement restant modeste (de 8,5 à 12 t ha⁻¹) et fortement éloignée de son potentiel, estimé à plus de 75 t ha⁻¹ (Zinsou 1998). Cet écart de rendement est en partie imputable au manque de connaissance sur la plante, sa culture et ses contraintes de production.

En effet, si le nombre de publications sur une culture donnée reflète l'état des connaissances, notre connaissance actuelle des deux espèces majeures d'ignames (2023 publications) équivaut à celle sur la pomme de terre avant 1973 !

Il est donc urgent de développer, avec les producteurs, des alternatives techniques permettant une production durable d'igname dans le cadre de systèmes conduits sans recours à la pratique de défriche-brûlis. Les recherches sur les systèmes de cultures durables à base d'igname sont peu nombreuses et les tentatives d'intensification, avec forte utilisation d'intrants et mécanisation, vulgarisées dans les années 60-70, se sont révélées infructueuses et inadaptées. Plusieurs techniques, mieux adaptées à l'agriculture africaine, ont été proposées depuis quelques années par le Cirad dans le domaine de la production durable d'ignames : l'agroforesterie, les jachères améliorées et l'association culturale à base de légumineuses. Celles-ci ont montré, notamment au Bénin, des premiers résultats encourageants en milieu paysan (Cornet 2005). Les systèmes de culture utilisant les plantes de couverture et les techniques de semis direct sur couverture végétale (SCV) constituent une autre voie prometteuse pour la mise au point d'une agriculture durable en zone tropicale. Ces techniques sont bien connues et maîtrisées pour les plantes à graines (céréales, coton...).

Cependant, ces techniques restent à mettre au point pour des systèmes de culture à base de plantes à racines et tubercules. De plus, l'option finalisée revendiquée par les projets portant ces alternatives ne permet pas actuellement une compréhension des mécanismes d'élaboration du rendement de l'igname. Les connaissances sur la physiologie de la plante sont si fragmentaires et incomplètes qu'un pilotage de ces systèmes sur la base de connaissances agronomiques reste limité ; les chercheurs en sont donc réduits à un apprentissage par l'expérience, similaire à celui des producteurs. Par exemple, les études consacrées à l'intensification de la culture se heurtent à une grande variabilité de rendement entre plantes d'une même parcelle, sans que les causes de cette variabilité et leurs conséquences sur la culture de l'igname soient connues. Ce travail d'acquisition de connaissances est un préalable indispensable à l'amélioration de cette plante orpheline, dont la culture traditionnelle est condamnée à moyen terme.

Chapitre 1 Etat de l'art

*Je suis Lungungu, la feuille la plus large
Je suis Kuungu, l'igname la plus grosse*

Devise de Mayengele, RDC.



1.1. Les ignames

1.1.1. Importance et répartition des ignames dans le monde

Le genre *Dioscorea* comprend plus de 600 espèces avec une répartition majoritairement pantropicale et subtropicale. Les *Dioscorea* sont cultivées dans le monde à des fins pharmaceutiques (*D. dumetorum*, *D. villosa*, *D. zingiberensis*...), ornementales (*D. discolor*, *D. elephantipes*...) mais surtout alimentaires (*D. rotundata*, *D. cayenensis*, *D. alata*, *D. esculenta*...), et il existe plus d'une vingtaine d'espèces cultivées pour la consommation de leur tubercule. La consommation d'igname remonte à plus de 100 000 ans (Coursey 1976) et sa culture remonte à 9 000 ans en Océanie, 12 000 ans en Asie et 10 000 ans en Afrique de l'Ouest (Haudricourt 1964, Coursey 1976, McConvell 1990, Matsui et Kanehara 2006).

Les 600 espèces appartenant au genre *Dioscorea* présentent une grande diversité d'adaptations écologiques (Wilson 1977). La majorité de ces espèces se rencontre dans les zones intertropicales (entre 20°N et 20°S), mais on en cultive également en zone tempérée, comme en Argentine, en France ou au Japon (**Figure 1**).

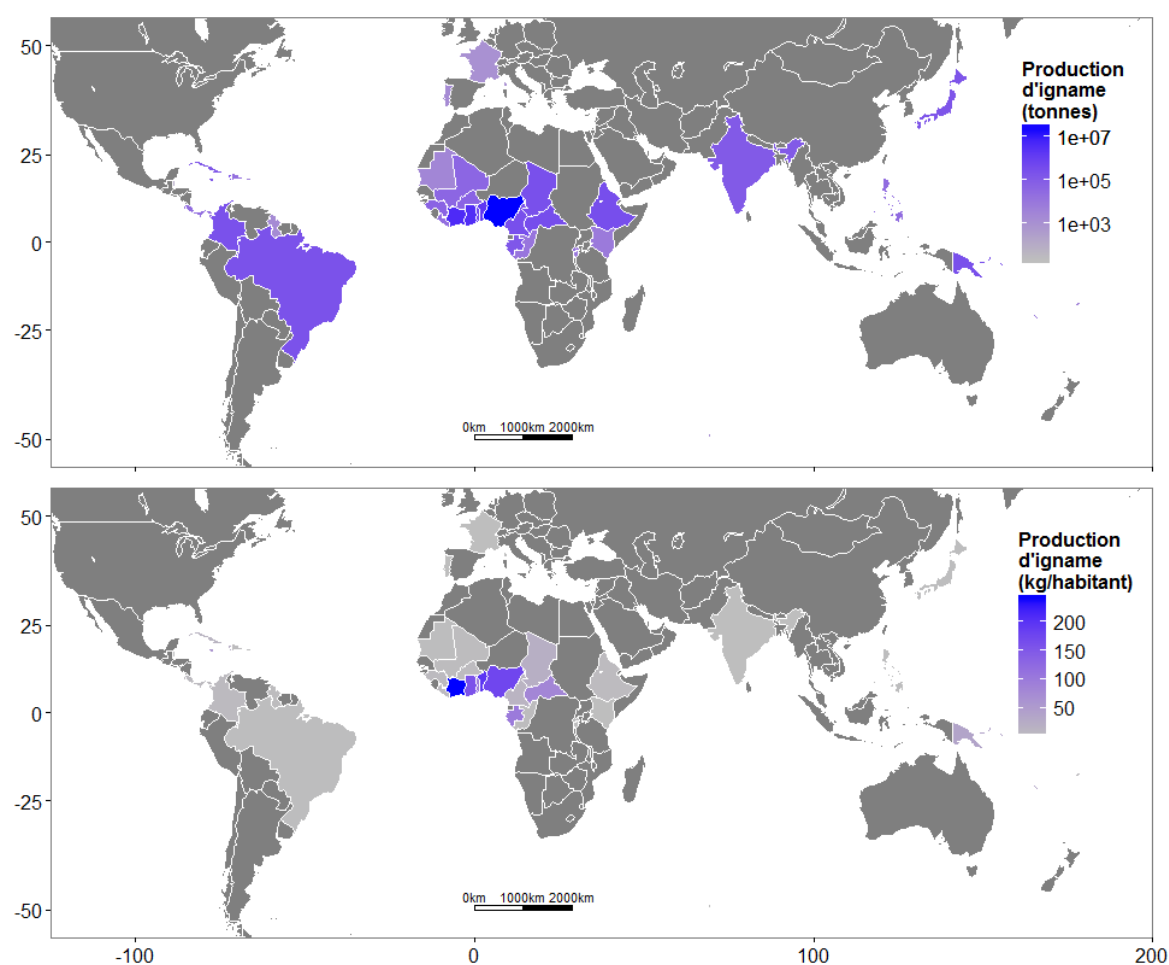


Figure 1. Production annuelle d'ignames dans le monde par pays (t) et par habitant (kg habitant⁻¹).

Cependant, si l'igname se cultive sur plusieurs continents, c'est l'Afrique de l'Ouest, avec les cinq grands pays côtiers producteurs (Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin et surtout Nigeria) qui forme de loin la zone de production la plus importante du monde. Cette région couvre 95% des superficies cultivées, d'où son nom de "civilisation de l'igname" (Coursey 1976). Avant l'introduction des céréales en Afrique de l'Ouest, l'igname était la principale source d'hydrates de carbone ; aujourd'hui, avec une production de près de 55 millions de tonnes par an, il s'agit de la deuxième plus importante production, après le manioc (**Figure 2**). Dans cette région, l'igname séduit de plus en plus les populations des grands centres urbains non traditionnellement consommatrices, et devient donc une source de revenus agricoles (Bricas *et al.* 2003). Bien que l'igname soit considérée comme un aliment de luxe, cette demande croissante en zone urbaine laisse à penser qu'elle pourrait être, dans un proche avenir, un recours fiable pour répondre aux besoins alimentaires grandissants.

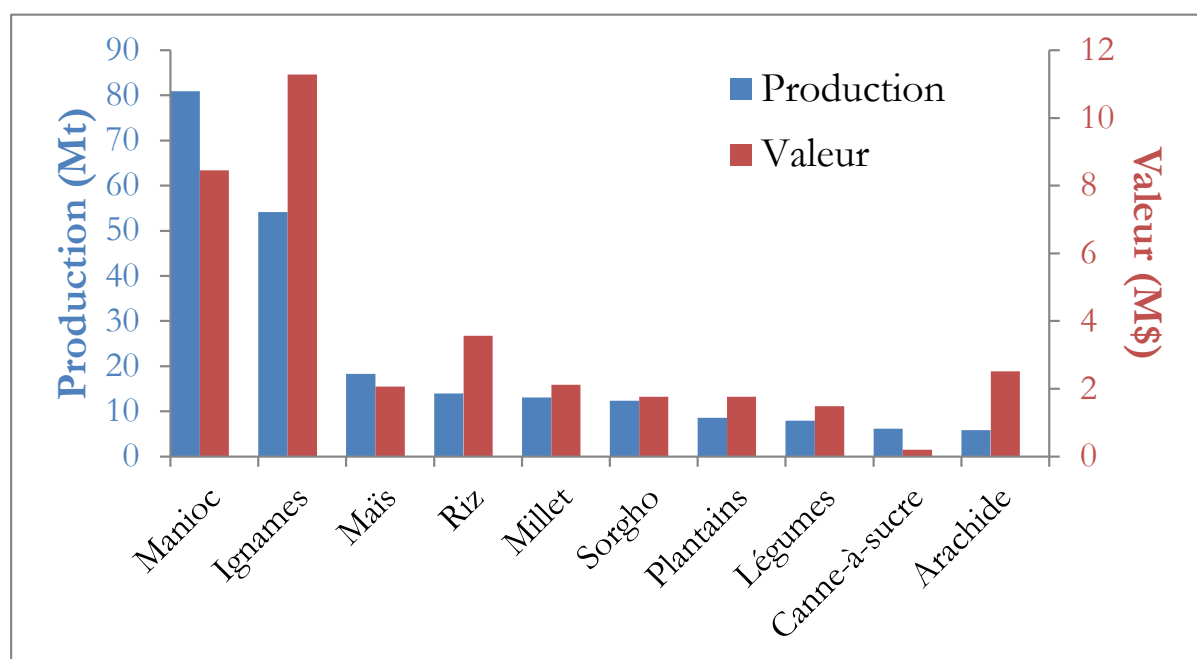


Figure 2. Tonnage (en millions de tonnes) et valeur (en millions de dollars) des principales productions alimentaires végétales en Afrique de l'Ouest en 2012 (FAOSTAT 2014).

Deux espèces représentent plus de 95% de la production mondiale, il s'agit de *D. alata* et *D. rotundata*. La première est originaire d'Asie du Sud-Est et est aujourd'hui largement diffusée dans toute la zone intertropicale. Elle a été introduite en Afrique de l'Ouest dans le courant du 16^{ème} siècle. *D. rotundata* est originaire d'Afrique de l'Ouest où elle est souvent préférée à *D. alata* en raison de ses qualités organoleptiques.

1.1.2. Etat des connaissances

Malgré son importance et sa large répartition, l'igname reste une culture « orpheline », c'est-à-dire une culture qui participe peu aux échanges commerciaux internationaux, alors qu'elle joue un rôle important à l'échelle de la sécurité alimentaire régionale en Afrique de l'Ouest (Naylor *et al.* 2004). Le corollaire de ce constat, est qu'une culture orpheline ne reçoit pas ou peu d'attention de la part de la recherche : en plaisantant, Donald Kennedy, éditeur en chef de la revue *Science*, recommandait aux chercheurs travaillant sur l'igname de ne pas prendre le même avion pour aller à leur prochaine conférence (Kennedy 2003). Ce trait d'humour illustre malheureusement assez bien la situation de la recherche sur l'igname. Pour souligner ces propos, la **Figure 3** présente le nombre de publications recensées par le Web of Science © entre 1970 et 2014 pour les ignames (*D. alata* et *D. rotundata*) et pour la pomme de terre (*Solanum tuberosum*). En 2014, il y a quarante fois plus de publications sur la pomme de terre que sur l'igname (85214 et 2023 respectivement). En moyenne, la recherche produit chaque année autant de publication sur la pomme de terre qu'en 40 ans sur l'igname. Si la production de connaissance sur l'igname continue à ce rythme, il faudra attendre plus de 800 ans pour atteindre le niveau de connaissance actuel sur la pomme de terre.

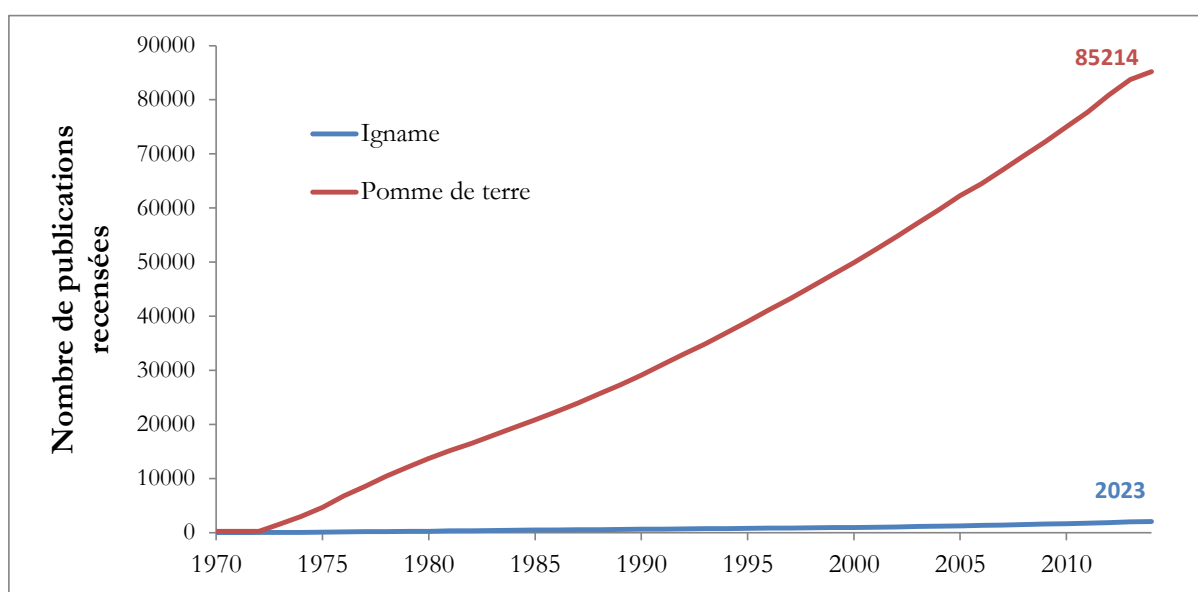


Figure 3. Nombre de publications recensés dans le Web of Science © entre 1970 et 2014 pour l'igname (*Dioscorea alata* et *D. rotundata* en bleu) et la pomme de terre (*Solanum tuberosum* en rouge).

1.1.3. Ecologie des ignames

Les ignames (*Dioscorea* spp.) sont des monocotylédones, géophytes à port lianescent (**Figure 4**). Leurs stratégies de croissance sont conditionnées par les caractéristiques associées à l'organisation anatomique des monocotylédones, et en particulier, par l'absence d'un cambium vasculaire dans les axes aériens et donc l'impossibilité d'effectuer une croissance secondaire (McKey *et al.* 1998). Les tiges des lianes doivent donc posséder un système vasculaire très performant. L'absence de croissance secondaire chez les ignames empêche la réparation des éléments conducteurs endommagés et ne permet pas l'addition de nouveaux éléments de phloème et de xylème pour alimenter un appareil aérien. Ces facteurs limitent la durée de vie de l'appareil aérien des ignames (Di Giusto *et al.* 2001) : toutes les variétés cultivées et de nombreuses espèces sauvages sont annuelles, l'appareil aérien n'est maintenu qu'une seule saison ; d'autres espèces sauvages sont bisannuelles ou pluriannuelles, l'appareil aérien étant renouvelé tous les deux ans ou plus. Les espèces d'ignames des forêts tropicales humides sont des plantes héliophiles (Johnston et Onwueme 1998, Onwueme et Johnston 2000). En effet, l'origine (peri-)forestière de plusieurs espèces d'ignames ne doit pas faire oublier que son port grimpant lui permet d'atteindre la canopée (McKey *et al.* 1998). Une des fonctions principales du tubercule souterrain est donc d'alimenter la croissance du nouvel axe aérien jusqu'à la canopée.



Figure 4. Les lianes de *D. rotundata* utilisent tous les supports accessibles pour leur croissance.

Pour les espèces d'importance alimentaire, le développement d'un tubercule correspond également à une adaptation aux saisons sèches marquées. En cours de cycle, l'igname peut tolérer de courtes périodes de stress hydrique, mais sa tolérance vient en grande partie des réserves disponibles dans le tubercule semence. En effet, la forte teneur en eau dans le tubercule rend sa germination relativement indépendante du statut hydrique du sol (Onwueme 1976, **Figure 5**). La culture de l'igname se pratique avec succès dans des zones où la pluviométrie varie entre 1000 et plus de 3000 mm (Onwueme 1975, Onwueme 1978a), cependant, les besoins hydriques réels des ignames sont encore mal connus.



Figure 5. Germination de semenceaux d'igname en cours de stockage.

L'igname est avant tout un taxon d'espèces tropicales qui a besoin de températures élevées. La germination du tubercule est optimale entre 25 et 30 °C, alors que des températures inférieures à 15°C ou supérieures à 35°C retardent la germination (Onwueme 1978b). Selon Copeland (1916), le taux de croissance est fortement ralenti en dessous de 20°C et continue d'augmenter entre 25 et 30°C ; ces valeurs n'ont cependant été vérifiées que pour la croissance de la partie aérienne il y a maintenant près d'un siècle. Plus récemment, Marcos *et al.* (2009) ont estimé les températures cardinales de l'espèce *D. alata* durant les principales phases de développement ; ils montrent que la température optimale dépend de la phase de développement et varie entre 19 et 28°C. La photopériode influence également son développement (Njoku 1963, Vaillant *et al.* 2005) : les jours courts, aux alentours de 12 heures, caractéristiques des zones tropicales productrices d'igname, favorisent la tubérisation (Orkwor *et al.* 1998). A l'opposé, les jours longs (> 12 h) semblent favoriser le développement de la partie aérienne (Coursey 1967). La sensibilité à la température et à la photopériode de *D. alata* et *D. rotundata* sera discutée plus en détails dans le chapitre 6.

La croissance du tubercule en formation est réalisée par l'allongement continu de l'apex (Onwueme 1979) ; il ne s'agit pas de l'épaississement d'un stolon ou d'une racine préexistante, comme c'est le cas pour la pomme de terre ou le manioc (Flach 1979). Il est donc important que le sol soit meuble et présente de bonnes capacités de drainage afin de limiter sa compaction et la stagnation de l'eau, deux phénomènes perturbant la croissance du tubercule (Ferguson et Gumbs 1976, **Figure 6**). Ensuite, au-delà des propriétés physiques, les sols convenant le mieux à la culture de l'igname se distinguent par leur capacité d'échange cationique plus élevée et un potentiel nutritionnel important (Obigbesan 1977, Nwinyi 1981, Ohiri et Nwokoye 1983, Diby *et al.* 2009). *D. alata* semble plus tolérante aux sols pauvres que les autres espèces d'ignames alimentaires, ce qui explique en partie sa plus large distribution géographique (Irvine 1969). Pourtant, même si l'agriculteur considère l'igname comme une culture exigeante en termes de fertilité, les sols qui les accueillent traditionnellement ne présentent pas de propriétés chimiques particulièrement favorables à la culture (Asadu *et al.* 1990, Cornet *et al.* 2005b).



Figure 6. Tubercules de *D. rotundata* cv. Laboko développés dans un sol meuble (à gauche) et tassé (à droite).

1.1.4. Morphologie et cycle de développement

Le cycle végétatif des ignames alimentaires est annuel et en adéquation avec l'alternance des saisons dans les régions intertropicales (Zinsou 1998). La phase de croissance a lieu pendant la saison humide, et est suivie par la sénescence de l'appareil aérien et l'entrée en dormance du tubercule qui coïncide en général avec le début de la période sèche (Wickham *et al.* 1997). La durée effective de la phase de croissance (de l'émergence à la sénescence) varie entre 6 et 12 mois selon le génotype, le matériel de plantation, et le milieu. En Afrique de l'Ouest, le semenceau « dormant » est planté en fin de saison des pluies de l'année précédente ou en début de saison. Cette période de pré-émergence (de la plantation à l'émergence) n'est habituellement pas prise en compte dans la phase de croissance puisque sa durée varie fortement (de 2 à plus de 12 semaines) selon le degré de maturité et la dormance du tubercule semence (Onwueme 1975).

Ainsi, le cycle de l'igname peut donc être divisé en cinq grandes phases, sans tenir compte de la date de plantation. Ces phases sont représentées schématiquement sur la **Figure 7**.

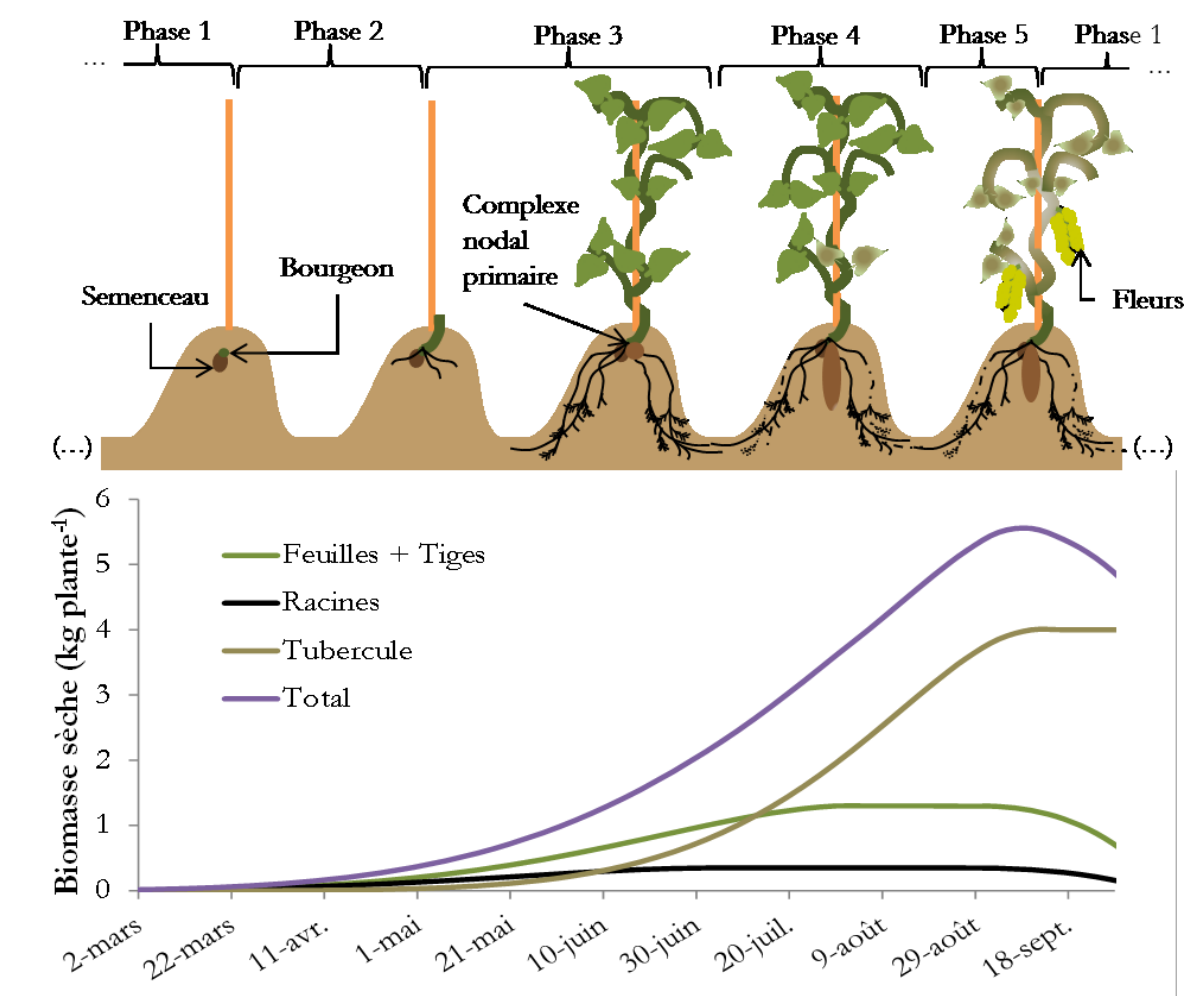


Figure 7. Représentation schématique du cycle de l'igname et de sa production de biomasse en Afrique de l'Ouest.

a. De la maturité du tubercule à la levée de la dormance (phase 1)

La maturité biologique du tubercule est atteinte lorsque la translocation des produits de la photosynthèse s'arrête. Dans la pratique, la maturité du tubercule est estimée à partir de la sénescence complète du feuillage (Campbell *et al.* 1962, Waitt 1965), même si ce phénomène ne correspond pas toujours avec l'époque de rendement maximal en tubercule. James (1953) montre que le tubercule peut continuer à croître jusqu'à complète dessiccation de la végétation. Lorsque la maturité est atteinte, le tubercule d'igname connaît une période de « dormance » pendant laquelle il est incapable de germer (Craufurd *et al.* 2001). Une baisse de respiration et une augmentation de composés cellulotiques caractérisent ce repos végétatif qui prend fin avec l'apparition de micro-protubérances à la surface du tubercule (**Figure 5**). La durée de cette phase est d'environ deux à quatre mois selon l'espèce et la variété.

b. De la germination à la levée des premiers organes (Phase 2)

La germination du semenceau est précédée de la formation d'un méristème primaire d'épaississement sous-cortical. Son développement conduit à la formation d'un méristème apical racinaire et à un méristème caulinaire, dit de germination (Onwueme 1973). Celui-ci sera à l'origine du complexe nodal primaire dont la constance d'apparition semble indiquer un rôle prépondérant dans la croissance et le développement de l'igname. Les racines, les tubercules et les tiges se développeront à partir de ce même tissu ; durant cette phase, le pré-tubercule initié par le complexe nodal primaire est en phase de stagnation (**Figure 8**). A ce stade, la plante est encore dépendante de la mobilisation des réserves du tubercule et aucune feuille n'est encore visible. Cette phase prend fin avec l'apparition de la tige hors du sol (**Figure 8**).



Figure 8. Détails de la levée des premiers organes (à gauche) : (a) la tige, (b) le complexe nodal primaire, (c) le pré-tubercule en stagnation, (d) semenceau, et (e) racine coronaire ; et émergence de *D. rotundata* cv. Morokorou (au centre) et *D. alata* cv. Florido (à droite).

c. La croissance, le développement végétatif et l'initiation du tubercule (Phase 3)

La croissance commence par une phase dite hétérotrophe, où la tige et les racines sont principalement alimentées par les réserves du tubercule semence. Selon les espèces et les variétés, pendant cette phase, la tige ne porte aucune feuille ni ramification, mais porte des cataphylles (feuilles réduites en écailles, **Figure 9**). A l'aisselle de chaque cataphylle se trouve un méristème latéral, mais celui-ci ne se développe qu'ultérieurement. L'apparition tardive des feuilles chez *D. rotundata* est un avantage à l'état sauvage : elle lui permet d'atteindre la canopée, et donc de sortir du sous-bois ombragé avant d'émettre les premières feuilles. En revanche, l'apparition de cataphylles est rare chez *D. alata*.

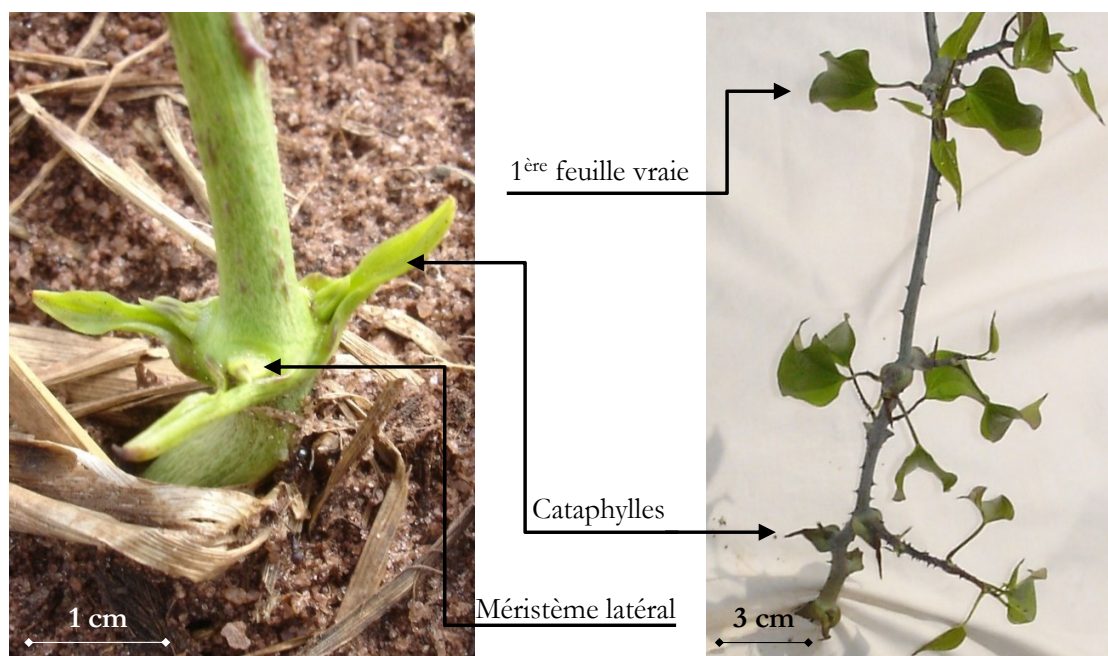


Figure 9. Morphologie caulinaire de *D. rotundata* cv. Morokorou durant les premiers stades de croissance.

Par la suite, les appareils racinaires et aériens deviennent fonctionnels : c'est la phase d'autotrophie (Degras 1986). Ferguson (1973) montre que, plus le tubercule mère est petit, plus la plante passe rapidement à l'autotrophie (avec des taux d'assimilation nette plus élevés que les gros semenceaux). Ce passage à l'autotrophie détermine la date à laquelle la plante devient sensible aux facteurs exogènes. Simultanément, les tiges et leurs ramifications s'allongent et des feuilles se mettent en place. Durant cette phase, l'axe principal croît seul pendant quelques jours, ensuite, des bourgeons axillaires se développent. Les deux types d'axe présentent une courbe de croissance en longueur sigmoïdale et entrent simultanément en phase linéaire (Trousnot 1983).

Le système racinaire de l'igname est mal connu. Les racines de plants provenant de tubercules sont toutes, par définition, adventives. La première phase de croissance est principalement marquée par le développement d'un système racinaire extensif. Celui-ci est fibreux et se développe à partir du complexe nodal primaire (Onwueme 1978b). Le système racinaire reste majoritairement superficiel (< 0,3 m de profondeur) tout au long du cycle (Njoku *et al.* 1973, Hgaza *et al.* 2011, **Figure 10**). Clairon et Zinsou (1980) et Njoku *et al.* (1973) ont observé que le maximum de développement racinaire apparaît environ un mois avant celui des parties aériennes.



Figure 10. Excavation du système racinaire de *D. rotundata* cv. Gnidou, sept semaines après plantation, à plat (à gauche) et en butte (à droite).

Pendant cette phase, une excroissance en saillie se développe à partir du massif néoformé : elle est considérée comme l'initiation de la tubérisation (Campbell *et al.* 1962, Nwoke *et al.* 1973). Cependant, l'initiation réelle de la tubérisation est difficilement identifiable et la création du méristème responsable de la tubérisation est susceptible d'apparaître beaucoup plus tôt (Sobulo 1972). Une fois initiée, la masse de cellules composant le pré-tubercule se polarise et acquiert rapidement un géotropisme positif. Durant cette phase, le tubercule présente une croissance lente (croissance hebdomadaire de $0,9 \text{ g semaine}^{-1}$) caractérisée principalement par une forte division cellulaire (Goenaga et Irizarry 1994). Cette initiation du tubercule coïncide avec l'entrée en phase linéaire de la croissance exponentielle de l'appareil aérien (Trousnot 1983); la durée de cette phase varie entre 20 et 70 jours.

d. La phase de tubérisation rapide (phase 4)

Cette phase démarre avec l'entrée en compétition de la partie aérienne et du tubercule, pour l'utilisation des assimilats (Onwueme et Charles 1994). Ceci entraîne rapidement l'infléchissement des courbes de croissance des tiges et des feuilles. La partie aérienne alimente alors exclusivement le tubercule, qui commence à se remplir activement suivant une loi de croissance exponentielle. Le taux de remplissage durant cette période est maximal : de 21 à plus de 51g de matière sèche par plante et par semaine, respectivement pour *D. alata* (Ferguson 1973) et *D. rotundata* (Enyi 1973, Kpeglo *et al.* 1982, Njoku *et al.* 1984). Au cours de cette dernière phase, on peut voir apparaître la floraison sur les plantes florifères (**Figure 11**). L'entrée en phase rapide de tubérisation coïncide avec le passage par le développement foliaire maximal (Njoku *et al.* 1973, Trouslot 1983); la durée de cette phase varie entre 60 et 90 jours.



Figure 11. Floraison chez l'igname : inflorescence mâle (à gauche), inflorescence femelle (au centre) et graines (à droite).

e. Du début de la sénescence à la maturité du tubercule (Phase 5)

Durant cette phase, les feuilles et les tiges entrent en sénescence. Le poids du tubercule passe par un maximum, atteint un plateau avec l'achèvement du stade feuillé puis diminue légèrement (Sobulo 1972, Treche et Guion 1979). Dans la pratique, il est difficile de séparer les stades 4 et 5, dont la durée cumulée varie entre 80 et plus de 150 jours. Le système aérien se dessèche complètement après 7 à 11 mois. Aucune information n'est disponible sur la proportion d'assimilats remobilisés de l'appareil aérien vers le tubercule durant cette période. Chez la pomme de terre, on estime cette proportion à environ 10% de la matière sèche (Moorby 1970).

1.2. L'igname en Afrique de l'Ouest

1.2.1. Pratiques culturelles

En Afrique de l'Ouest, les ignames occupent traditionnellement la tête de la rotation, même si l'introduction d'une seconde culture d'igname dans la succession culturale est une opération de plus en plus fréquente. Après une période de jachère de trois à plus de quinze ans, le défrichage est réalisé à la machette. Après avoir séchés quelques jours, les végétaux coupés sont ensuite brûlés alors que les arbres sont laissés en place afin de servir de tuteurs (**Figure 12**). Cet écobuage a pour effet de détruire certains parasites ou graines de plantes adventices ainsi que de neutraliser en partie l'acidité des sols. En revanche, cette pratique accélère la perte des cations et détruit certains organismes susceptibles d'influer favorablement sur les cultures (Onwueme 1978b).



Figure 12. Installation d'une culture d'igname par défriche-brûlis après une jachère longue (> 15 ans).

Une fois la parcelle ainsi nettoyée, les tubercules ont besoin pour se développer d'un sol meuble offrant peu de résistance à leur pénétration : la culture de l'igname nécessite donc un travail du sol important. Le plus fréquemment, l'agriculteur confectionne des buttes qui favorisent le drainage et facilitent la récolte (**Figure 13**). La hauteur des buttes varie généralement entre 0,3 et 1 m (Orkwor *et al.* 1998), mais on trouve parfois en zone inondable des buttes de plus d'un mètre de hauteur et de 3 m de diamètre (Onwueme 1978b). La densité de plantation varie fortement en fonction de la taille des buttes et des objectifs de l'agriculteur (culture pure ou en mélange) mais reste beaucoup plus faible qu'ailleurs dans le monde : de 0,3 à 1 plant m^{-2} en Afrique de l'Ouest contre 2 à 3 et 2 à 6 plants m^{-2} aux Antilles et au Japon respectivement. La confection des buttes est réalisée en fin de saison des pluies de l'année précédente si le calendrier cultural le permet, ou en début de saison des pluies.



Figure 13. Buttes d'igname avant plantation en zone Bariba à Fo-Boure, Nord Bénin (à gauche) et en zone Mahi à Ouédémé, Centre Bénin (à droite).

Il existe deux types de variétés : les variétés à récolte unique, comme la majorité des *D. alata* et certaines *D. rotundata*, et les variétés à deux récoltes. Le matériel de plantation varie en fonction du type de variété et de la production précédente. Pour les *D. alata* et les *D. rotundata* à une récolte, l'agriculteur utilise prioritairement des fragments (de 0,2 à 1,5 kg) de gros tubercules et plus rarement des tubercules entiers de petite taille. En revanche, certaines *D. rotundata* ont une tubérisation suffisamment rapide pour permettre une double récolte : (i) la première, appelée le sevrage, est réalisée à un stade précoce et permet d'obtenir des ignames de table qui peuvent être vendues à des prix élevés car elles sont proposées à une période où la demande est supérieure à l'offre, (ii) la deuxième est réalisée en fin de saison et permet la récolte de petits tubercules qui serviront de matériel de plantation. Le sevrage se pratique environ 4 à 5 mois après l'apparition des tiges : le sol autour des tubercules est dégagé délicatement afin de ne pas blesser les racines de la plante, puis les tubercules jugés suffisamment gros sont détachés à hauteur du collet (**Figure 14**). La butte est ensuite remodelée. Si le nombre de semenceaux produit en deuxième récolte n'est pas suffisant pour couvrir les besoins de plantation, l'agriculteur utilisera, comme pour les ignames à une récolte, des fragments de tubercule. Cependant, la perte de dominance apicale et le gradient physicochimique longitudinal présent dans les tubercules fragmentés conduisent à un matériel de plantation particulièrement hétérogène (Ferguson 1973).



Figure 14. Sevrage de *D. rotundata* cv. Morokorou.

Enfin, la pratique « d'ennoblissement » (Dumont *et al.* 2005) permet dans certains cas de fournir des semenceaux : les agriculteurs collectent dans la savane ou la forêt des ignames sauvages aux tubercules filiformes qu'ils replantent dans leurs champs. Après plusieurs années de culture, les plantes qui développent un tubercule de morphologie proche de variétés cultivées sont choisies par le cultivateur pour être multipliées. Les processus biologiques impliqués dans la transformation morphologique du tubercule et son maintien à travers les générations sont encore inconnus. L'ennoblissement a pour résultat l'intégration d'ignames d'origine sauvage et de variétés hybrides dans le portefeuille variétal de l'exploitation (Chaïr *et al.* 2010) ; cette pratique est observée dans différentes régions écologiques et ethnolinguistiques d'Afrique de l'Ouest.

Pour toutes ces raisons, l'utilisation de champs semenciers reste à l'heure actuelle anecdotique : la semence reste majoritairement un investissement de longue durée et, à ce titre, fait partie intégrante de l'héritage familial. Elle ne représente donc pas une dépense répétée à l'occasion de chaque cycle cultural (Dumont 1998).

La date de plantation varie fortement en fonction du début de la saison des pluies, mais aussi de la variété. Afin de conserver le semenceau jusqu'à la plantation, l'agriculteur recourt parfois à un égermage, technique qui consiste à casser la tige germée en cours de stockage. A la plantation, l'agriculteur privilégiera les variétés de *D. rotundata* à double récolte, car cette espèce présente une durée de dormance plus courte, une moins bonne conservation et une plus faible tolérance à l'égermage en cours de stockage. Les variétés de cette espèce sont plantées au milieu de la saison sèche et produisent de longues tiges initiales aphyllées qui ne s'affaissent pas sur les sols surchauffés. Les autres variétés seront plantées par ordre de priorité de l'agriculteur, en

plantant souvent les *D. alata* en dernier. Après la plantation, la butte est protégée par un « chapeau » fabriqué avec des chaumes de poacées ou des débris végétaux trouvés sur place (**Figure 15**). Le chapeau permet de retenir l'humidité et de limiter l'élévation de la température à l'intérieur de la butte durant la saison sèche (Onwueme 1977).



Figure 15. Réalisation des chapeaux sur les buttes d'igname, à partir des déchets végétaux trouvés sur place.

Le développement de l'igname est lent et les densités de plantation pratiquées faibles. En pratique, cela se traduit par un nombre élevé de sarclages en cours de culture (de 2 à 6). A cause de son système racinaire superficiel, le sarclage de l'igname se révèle délicat : il est parfois nécessaire de « remodeler » la butte afin de recouvrir de terre les racines mises à nu après le sarclage ou lors de fortes pluies. L'igname est très sensible à la compétition avec les plantes adventices et l'absence de désherbage peut engendrer des pertes de l'ordre de 69 à 91% (Moody et Ezumah 1974).

Malgré un effet positif reconnu (Hgaza *et al.* 2010, Hgaza *et al.* 2012), l'irrigation et la fertilisation restent anecdotiques principalement à cause de leur indisponibilité ou de leur coût. Il en va de même pour le tuteurage qui, reconnu bénéfique, se marginalise et ne concerne plus que les variétés de *D. rotundata* à double récolte. En effet, l'utilisation du tuteurage est limitée par le coût de leur installation et la sélection de variétés adaptées à la culture sans tuteur. Dans ces conditions, le matériel de plantation représente souvent le seul « intrant » en culture traditionnelle d'igname.

La récolte manuelle de l'igname est l'opération qui demande le plus de main-d'œuvre, entre 40 et 70 j ha⁻¹ (Vernier 1998). Même si la gamme des espèces et des cultivars permet d'étaler les récoltes de juillet à décembre, la culture de l'igname n'en demeure pas moins saisonnière avec une période de récolte limitée, de six à trois mois suivant les climats (notamment la durée de la saison sèche).

1.2.2. Mode de consommation

En Afrique de l'Ouest, l'igname contribue à l'apport journalier de plus de 200 calories par personne, pour plusieurs millions de consommateurs (Amagbeto *et al.* 2000). Les populations africaines des pays du Golfe de Guinée lui restent culturellement très attachées et elle constitue l'un des produits de base de leur alimentation (**Figure 16**).



Figure 16. Marché saisonnier de bord de route à Dassa, Centre Bénin (à gauche) et marché de Glazoué, Centre Bénin (à droite).

Les principales préparations culinaires peuvent être classées en deux grandes catégories : les produits à base d'ignames fraîches comme l'igname pilée (fufu), bouillie ou frite et les produits à base de farine de cossettes comme l'amala (pâte d'igname) ou le wassa-wassa (semoule d'igname). L'igname pilée est le mode de consommation le plus apprécié : c'est la forme traditionnelle de consommation au Bénin et au Nigeria (**Figure 17**). Sa préparation est fastidieuse, et les variétés utilisées ne sont disponibles qu'une courte partie de l'année. C'est pourquoi, on observe en ville le développement de modes de consommation alternatifs, à la fois plus faciles à réaliser et pour lesquels un plus grand nombre de variétés sont utilisables : igname bouillie à l'eau ou en ragoût, et frites à partir de tubercules frais (Bricas *et al.* 2003). Mais face à la concurrence des produits importés sur les marchés urbains (riz, maïs, pomme de terre), l'igname fraîche reste désavantagée par son coût élevé et des prix fluctuants en cours de saison. La transformation artisanale de l'igname en cossettes permet de stabiliser ce produit et de le consommer plus régulièrement au cours de l'année (Vernier *et al.* 1999, **Figure 18**).



Figure 17. Igname pilée (fufu).

A chaque préparation sont associées différentes variétés (voire différentes espèces) de façon préférentielle mais non exclusives : pour chaque plat, le consommateur et le vendeur priorisent une gamme étroite de variétés sur la base de leurs qualités organoleptiques et leurs aptitudes à la transformation (Bricas *et al.* 2003). Par exemple, la préparation la plus exigeante, l'igname pilée, requiert principalement des variétés de *D. rotundata* à double récolte, les plus prestigieuses mais aussi les plus coûteuses. Ces variétés produisent majoritairement un seul tubercule de taille importante et sur le marché, elles sont vendues en fonction de leur calibre : les plus gros tubercules sont aussi les plus rentables (Orkwor 1998). Il est à noter que les variétés préférées pour l'igname pilée sont aussi très appréciées pour les autres préparations. Ces variétés sont donc considérées comme de haute qualité. A l'opposé, les variétés utilisées pour la transformation en cossettes sont souvent des *D. rotundata* à une récolte ou des *D. alata* produisant plusieurs petits tubercules.



Figure 18. Transformation de l'igname en amala : (a) séchage, (b) vente de cossettes sur le marché, (c) pilage des cossettes, (d) farines de cossette, (e) mélange de la farine de cossette dans l'eau bouillante, et (a) pâte de farine de cossette (amala).

1.2.3. Amélioration des systèmes de production

En Afrique de l'Ouest, la production a connu une croissance soutenue durant les trois dernières décennies, estimée à plus de 3% par an. Cependant, cette croissance s'est maintenue essentiellement par défriche-brûlis de nouvelles zones boisées : entre 1961 et 2004, les surfaces plantées ont quadruplé alors que le rendement n'est passé que de 8 à 11 t ha⁻¹ (**Figure 19**). Ces rendements sont jugés très inférieurs au potentiel de production, estimé à 75 t ha⁻¹ pour *D. alata* (Zinsou 1998) et 140 t ha⁻¹ pour *D. rotundata* (Doku 1983). L'écart entre les rendements observés et potentiels témoigne des contraintes biotiques et abiotiques non maîtrisées dans les systèmes de cultures traditionnels à base d'igname. L'absence d'irrigation et de fertilisation, la réduction des temps de jachère, la faible qualité physique et chimique des sols, l'absence de matériel de plantation de qualité, l'abandon du tuteurage, la difficulté d'entretien des champs et la difficulté de contrôler les bioagresseurs sont autant de contraintes limitant la production. Mais au-delà des contraintes de productions agronomiques, les objectifs définis par l'agriculteur imposent aussi des contraintes socio-économiques. Ainsi, le producteur privilégie clairement la production de gros tubercules via la réalisation de buttes à faible densité et la plantation de gros semenceaux. Ces choix de production se font souvent au détriment du rendement surfacique (Oriuwa et Onwueme 1980, Rodriguez-Montero *et al.* 2001).

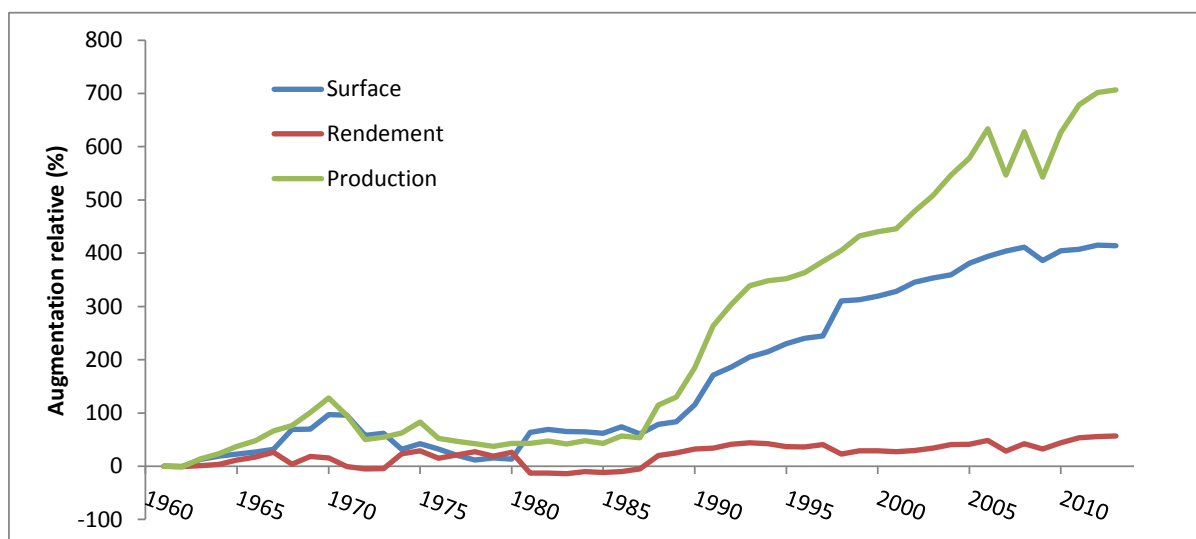


Figure 19. Augmentation relative de la production, de la surface et du rendement en ignames alimentaires depuis 1961 en Afrique de l'Ouest.

Afin de préserver les dernières zones boisées et de sédentariser la culture de l'igname, il est donc urgent de développer, avec les producteurs, des alternatives techniques. Depuis peu, la recherche agronomique propose des systèmes utilisant des plantes dites de services, restauratrices de la fertilité du sol par exemple, dans des rotations ou des associations à base d'igname (Cornet

et al. 2005a, Cornet *et al.* 2006, **Figure 20**). Cependant, l'orientation très empirique de ces travaux ne permet pas actuellement une compréhension des mécanismes d'élaboration du rendement de l'igname. Or, si la problématique de sédentarisation de la culture est commune à la sous-région de l'Afrique de l'Ouest, les solutions techniques à apporter sont susceptibles de varier selon les conditions locales. Les connaissances sur la physiologie de la plante sont trop fragmentaires pour élaborer et piloter ces systèmes (Onwueme et Haverkort 1991).

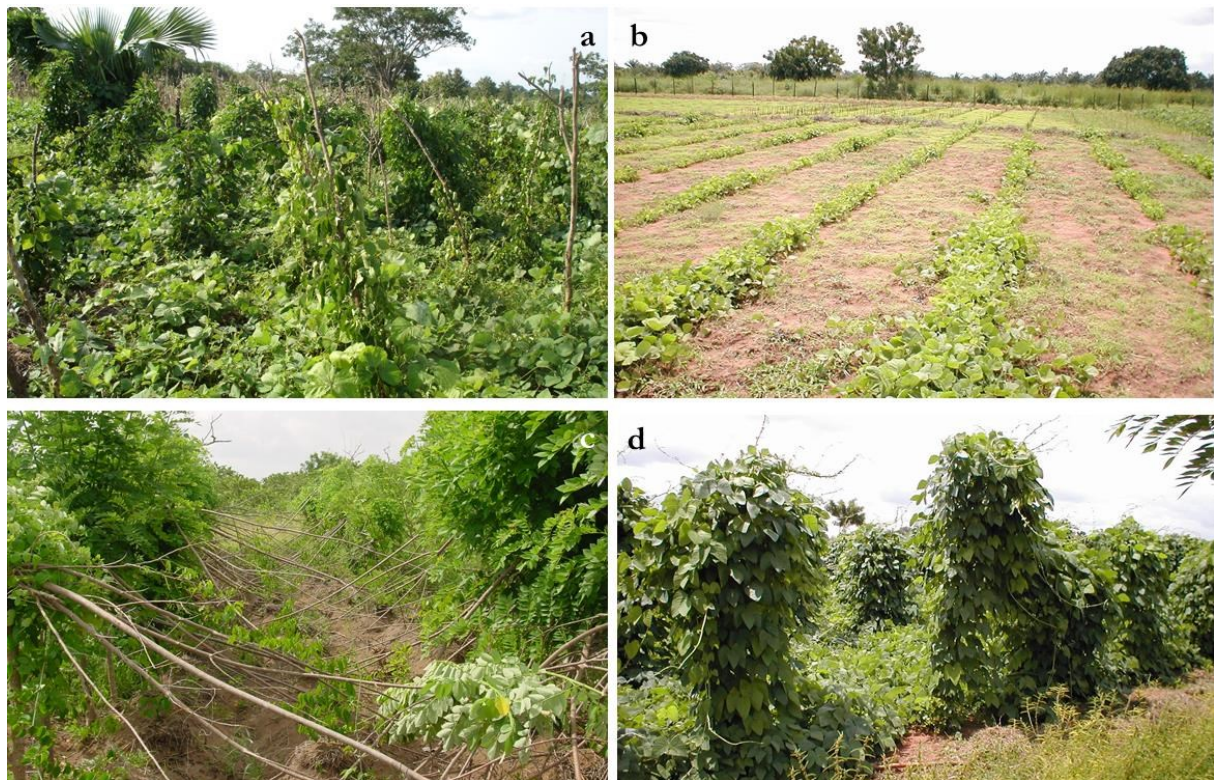


Figure 20. Culture associée d'igname et de *Pueraria phaseoloides* (a), installation d'une jachère améliorée de *P. phaseoloides* (b), tuteurage vivant de l'igname avec du *Gliricidia sepium* (c), et jachère améliorée de *Mucuna pruriens* (d).

Afin de diminuer l'impact des contraintes de production, de nombreuses études sont consacrées à l'intensification de la culture (Vernier 1998, Cornet *et al.* 2005b), mais ces études se heurtent à une grande variabilité de rendement entre plantes d'une même parcelle (Akoroda 1984, Ferguson *et al.* 1969, Okoli *et al.* 1999). Les causes de cette variabilité et leurs conséquences sur la culture de l'igname sont encore inconnues.

1.3. La variabilité de rendement entre plantes

1.3.1. Les causes et conséquences de la variabilité interplante

La variabilité interplante est une mesure de l'inégalité entre plantes voisines en terme de taux de croissance, de stade de développement ou de rendement (Martin *et al.* 2005). Elle peut avoir plusieurs causes, exogènes ou endogènes. Les causes exogènes résultent le plus souvent d'une mauvaise maîtrise de l'environnement et des bioagresseurs : labour irrégulier, résidus de culture hétérogènes, ombrage localisé, application d'engrais irrégulière ou attaque de parasites (Weiner et Solbrig 1984). Ces différentes situations conduisent à des inégalités d'accès aux ressources, dans l'espace ou dans le temps (eau, nutriments, rayonnement), et donc à des croissances variables. Chez l'igname en Afrique de l'Ouest, la confection de buttes diminue l'hétérogénéité du milieu, en déstructurant le sol et en mélangeant ses différents horizons. En revanche, l'utilisation de parcelles en jachère depuis plusieurs années, et l'habitude de laisser certains arbres en place pour servir de tuteurs, augmente la variabilité spatiale des ressources (matière organique, nutriments, eau, rayonnement...).

En plus de ces causes exogènes, il existe des causes endogènes, propres à la culture : la variabilité génotypique, la plasticité phénotypique et le matériel de plantation hétérogène. La variabilité génotypique implique une croissance et un développement différent selon les génotypes. Elle peut résulter d'un mélange variétal, de reproductions sexuées non-maîtrisées ou de l'accumulation de mutations somaclonales (Elias *et al.* 2001, McKey *et al.* 2010). Dans le cas de l'igname, Chair *et al.* (2010) ont montré que les variétés traditionnelles sont fortement polyclonales, y compris au sein d'une exploitation. Ainsi, sur une parcelle donnée, les différents génotypes d'une même variété représentent une source de variabilité supplémentaire. Cette variabilité génotypique peut être modulée (renforcée ou atténuée) par la plasticité phénotypique résultant de l'interaction entre le génotype et son microenvironnement. Les plantes grimpantes, comme l'igname, sont connues pour présenter une plasticité morphologique et architecturale plus importante que les plantes à port érigé (Poorter *et al.* 2012). Mais surtout, le processus toujours actuel d'ennoblissement renforce la sélection de génotypes présentant une extraordinaire plasticité phénotypique (McKey *et al.* 2012). Cette plasticité continue à s'exprimer même dans le milieu homogénéisé qu'est la parcelle agricole.

Le matériel de plantation est une autre source importante de variabilité endogène. La taille, l'âge physiologique, le contenu en nutriment et la profondeur d'enfouissement sont autant de facteurs qui vont affecter la vigueur et la dynamique d'émergence (Nafziger *et al.* 1991). Dans

le cas de l'igname, les sources de variabilité du matériel de plantation sont nombreuses, et bien plus importantes que pour d'autres cultures à tubercule, telle que le manioc, la pomme de terre ou la patate douce (Dognimeton *et al.* 2014). Ainsi, le poids des semenceaux d'igname varie en Afrique de l'Ouest de 0,2 à plus de 1 kg alors que, par exemple, les semenceaux de pomme de terre sont fortement calibrés (entre 28 et 45 mm pour la variété Bintje). L'origine des semenceaux d'igname varie aussi (première ou seconde récolte, tubercule entier ou fragment, fragment proximal ou distal) alors que seuls des semenceaux entiers de pomme de terre sont plantés (Roussel *et al.* 1996).

Enfin, la compétition entre plantes est connue pour générer et accentuer la variabilité (Damgaard *et al.* 2002). Lorsque la compétition provoque une diminution de l'accès individuel à des ressources limitées (rayonnement, nutriments, eau), on parle alors de compétition ressource-dépendante. En revanche, les modifications d'architecture ou de morphologie induites par la présence de plantes voisines avant que les ressources ne deviennent limitantes (stratégie d'évitement de l'ombrage...) sont appelées compétitions ressources-indépendantes (Harper 1977).

Les conséquences de la variabilité interplante dépendent des causes et de la structure de cette variabilité. Par exemple, la présence de compétition entre plantes aboutit souvent à des effets de compensation : le gain de rendement des plantes « dominantes » compense la perte de rendement des plantes « dominées ». Dans la majorité des cas, la variabilité aboutit à des difficultés d'intensification et une diminution du rendement ou de sa valeur marchande, du fait de la variation quantitative et qualitative qu'elle provoque. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude sur les phénomènes de compétition au sein d'une parcelle d'igname. Les faibles densités pratiquées et la culture en butte ont tendance à isoler les plantes les unes des autres. Mais le couvert lianescent et le système racinaire superficiel obligent la plante à chercher ses ressources dans un volume restreint favorisant la compétition.

1.3.2. L'utilisation des réseaux bayésiens comme méthode d'identification des causes de variabilité et de leur interaction chez l'igname

L'identification des causes de variabilité interplante est complexe, du fait du grand nombre de variables pouvant intervenir et interagir à des stades différents. Ces variables peuvent être de natures différentes (discrètes, continues, binaires...). Les réseaux bayésiens permettent d'aborder ce type de problème : s'ils sont encore peu connus en agronomie, les réseaux bayésiens trouvent de multiples applications en biologie, médecine, écologie ou épidémiologie (Porth *et al.* 2013, Ward 2013). Leur utilisation présente un double avantage. Dans un premier temps, ils permettent d'identifier la structure des relations de dépendance entre variables. Ainsi, lorsqu'une analyse classique par régression multivariée permet d'identifier les covariables associées avec la variable dépendante (le rendement par exemple), le réseau bayésien permet de séparer empiriquement ces relations en dépendances directes et indirectes (Lewis et McCormick 2012). Dans un deuxième temps, les réseaux bayésiens permettent de calculer les probabilités conditionnelles de chaque variable en tenant compte des dépendances identifiées. Au final, ce type de modèle graphique permet de représenter les variables sous la forme d'un graphe orienté acyclique dans lequel les nœuds correspondent aux variables aléatoires, et les arcs (le graphe est donc orienté) reliant ces dernières sont associés à des probabilités conditionnelles. Dans ce graphe, les relations de dépendance entre les variables ne sont pas déterministes, mais probabilisées : l'observation d'une variable *a priori* n'entraîne pas systématiquement l'effet ou les effets qui en dépendent, mais modifie seulement la probabilité de les observer. Une description plus détaillée de la construction de ce type de modèle sera présentée dans le chapitre 4.

1.3.3. Les statistiques de mesure de la variabilité

En agronomie, la variabilité est habituellement estimée et analysée en utilisant les moments statistiques de la distribution ou leurs dérivés, tels que le coefficient de variation ou le coefficient de dissymétrie (Damgaard et Weiner 2000). Le coefficient de variation, largement utilisé, présente l'avantage d'être simple à calculer et d'offrir une mesure relative de la dispersion, donc utilisable pour comparer des échantillons de tailles et de moyennes différentes. Cependant, lorsque la moyenne est proche de zéro, il tend vers l'infini et devient donc très sensible aux légères variations de la moyenne. De plus, il ne donne aucune indication sur la structure de cette variabilité alors que celle-ci est d'autant plus importante que l'on s'éloigne d'une distribution normale. Le coefficient de dissymétrie d'une distribution apporte une précision sur la structure

de la variabilité : il indique si la distribution est symétrique ou non par rapport à la moyenne. Autrement dit, il indique s'il y a plus de petits individus que de gros (et *vice versa*). En revanche, il n'apporte aucune information sur la contribution relative des individus extrêmes à la valeur totale de la population et son interprétation peut prêter à confusion (Hipple 2005).

Afin de disposer d'indicateurs dédiés à l'étude de la variabilité et de sa structure, les études en écologie utilisent plusieurs mesures d'inégalités empruntées à la littérature économique (Weiner et Solbrig 1984, Bendel *et al.* 1989). Ainsi la courbe de Lorenz, utilisée traditionnellement pour étudier les inégalités de revenus, permet une représentation de la contribution relative de chaque individu à la valeur totale de la population (**Figure 21**). Si tous les individus contribuent également à la population, la courbe de Lorenz se réduit à la diagonale (en pointillé sur la **Figure 21**) : plus la courbe s'écarte de la diagonale, plus la population est inégalitaire (variable). L'aire comprise entre la courbe de Lorenz et la diagonale donne donc une indication du taux d'inégalité de la population ; le coefficient de Gini permet de calculer ce taux d'inégalité.

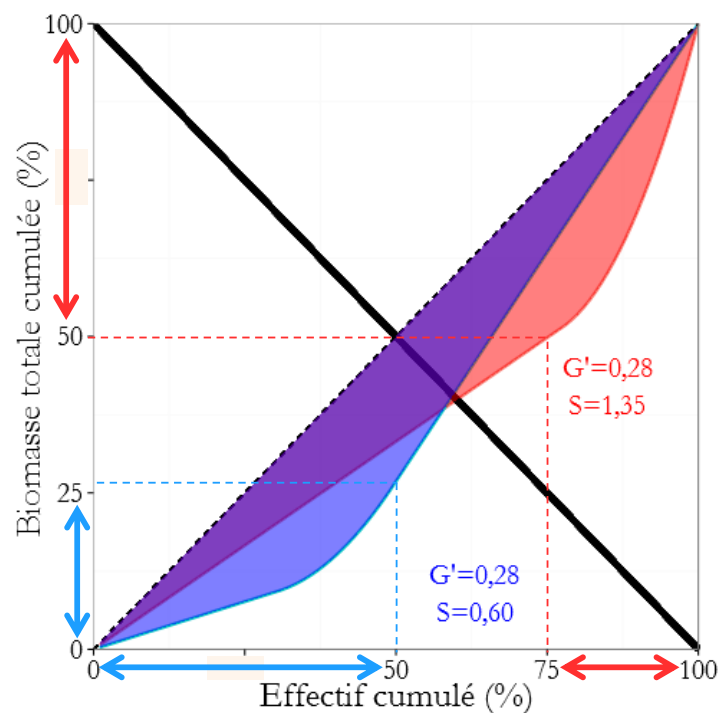


Figure 21. Courbes de Lorenz pour deux populations contrastées : une population où la variabilité est principalement due à un petit nombre de très grands individus (rouge) et une population où la variabilité est principalement due à un grand nombre de petits individus (bleu). La ligne en pointillé représente l'absolue égalité entre individus. G' est le coefficient de Gini et S le coefficient d'asymétrie de Lorenz.

Comme toute statistique synthétique, le coefficient de Gini ne contient pas toute l'information apportée par la courbe de Lorenz. En effet, les courbes présentées dans la **Figure 21** possèdent le même taux d'inégalité pour deux populations très différentes : une population où l'inégalité est principalement due à un petit nombre de très grands individus contribuant fortement à la biomasse totale (ligne rouge) et une population où l'inégalité est principalement due à un grand nombre de petits individus contribuant faiblement à la biomasse totale (ligne bleu). La différence entre ces deux populations peut être quantifiée en mesurant l'asymétrie de la courbe de Lorenz perpendiculairement à la diagonale et plus spécifiquement, en mesurant le point pour lequel la pente de la courbe est égale à 1 (Damgaard et Weiner 2000) : cette mesure s'appelle le coefficient d'asymétrie de Lorenz (S). Elle est supérieure à 1 lorsque l'inégalité est principalement due à un petit nombre de très grands individus et inférieure à 1 lorsque l'inégalité est principalement due à un grand nombre de petits individus.

*Un expert,
c'est quelqu'un qui a fait toutes ses erreurs dans un champ réduit d'applications.*

Niels Bohr

En 40 ans, la production d'igname en Afrique de l'Ouest a quadruplé alors que le rendement stagne. Le manque de connaissance de la plante et de sa culture explique en partie cet échec. Pourtant la marge de progrès est importante, comme en témoigne l'écart entre les rendements observés et potentiels. Mais au vu de l'importante variabilité du rendement interplante, la compréhension du fonctionnement physiologique de la culture passe en premier lieu par la compréhension du fonctionnement de la plante et sa variabilité. Aussi, entre 2006 et 2009, une série de 16 expérimentations a été conduite sur deux sites au Bénin. Ce chapitre présente la zone d'étude et les sites d'expérimentation ainsi que les objectifs de la thèse.



2.1. Expérimentations

2.1.1. Zone d'étude

Le Bénin possède un relief peu accidenté mais constitué du sud au nord de trois types de modèles : tabulaire, vallonné et chaotique. Notre étude a été conduite sur deux sites au Bénin : le premier site d'expérimentation est situé à Glazoué dans la région des Collines au Centre Bénin (**Figure 22**). Le département des Collines est une région traditionnellement productrice d'igname qui profite d'un climat de type soudano-guinéen : la pluviométrie annuelle varie entre 800 mm et de 1200 mm avec une répartition inégale. Les sols sont sableux, principalement de type ferrugineux tropical à concrétions sur socle cristallin, relativement riches en éléments minéraux. La végétation se compose de savane claire très ouverte au Sud allant vers une forêt semi-décidue au Nord-Ouest. Le maïs, l'arachide, le manioc et l'igname constituent les principales cultures vivrières, tandis que le coton, le soja et l'anacarde (noix de cajou) constituent les principales cultures de rente. Sur ce site, les expérimentations ont été menées en milieu paysan, sans possibilité d'irrigation.

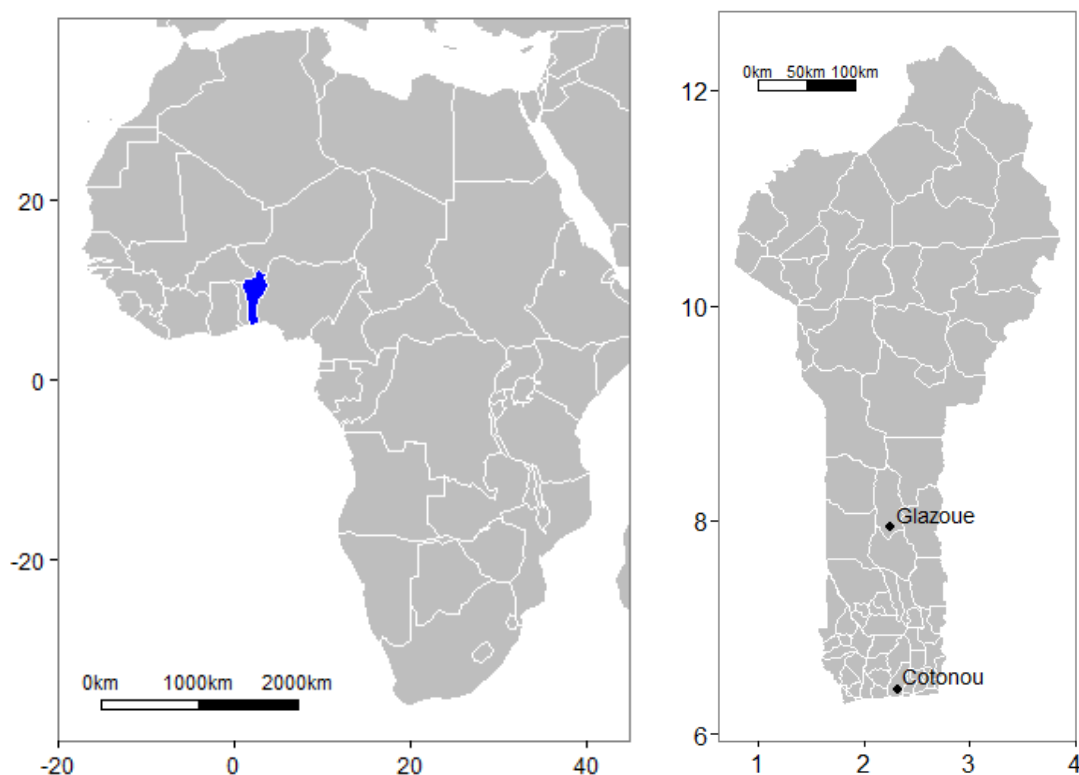


Figure 22. Carte d'Afrique et localisation des sites d'étude sur la carte administrative du Bénin (latitudes en ordonnées et longitudes en abscisses).

Le deuxième site est situé sur la station expérimentale de l'IITA/AfricaRice à Cotonou, sur des sols communément appelés terres de barre. Ces sols sont ferralitiques, faiblement désaturés et se sont développés sur des matériaux sédimentaires argilo-sableux. Le climat est soudano-guinéen, caractérisé par une pluviométrie annuelle comprise entre 1000 et 1200 mm. A Cotonou, les expérimentations se sont déroulées en station expérimentale et ont pu être irriguées en fonction des besoins.

Les climatogrammes de la **Figure 23** présentent un résumé des données climatiques sur les deux sites d'études durant les trois saisons culturales comprises dans notre étude. A Cotonou, on observe l'apparition d'une courte saison sèche au mois d'août. En revanche, cette seconde saison sèche est difficilement observable à Glazoué. En effet, la région de Glazoué constitue une zone de transition entre le Sud à régime pluviométrique bimodal et le Nord à régime pluviométrique monomodal. La pluviométrie à Cotonou est systématiquement supérieure à celle de Glazoué. En 2009 à Glazoué, le cumul de pluies a été faible (<1000 mm) et la répartition irrégulière ; aussi, en l'absence de possibilité d'irrigation, les données de rendement correspondantes n'ont pas été utilisées.

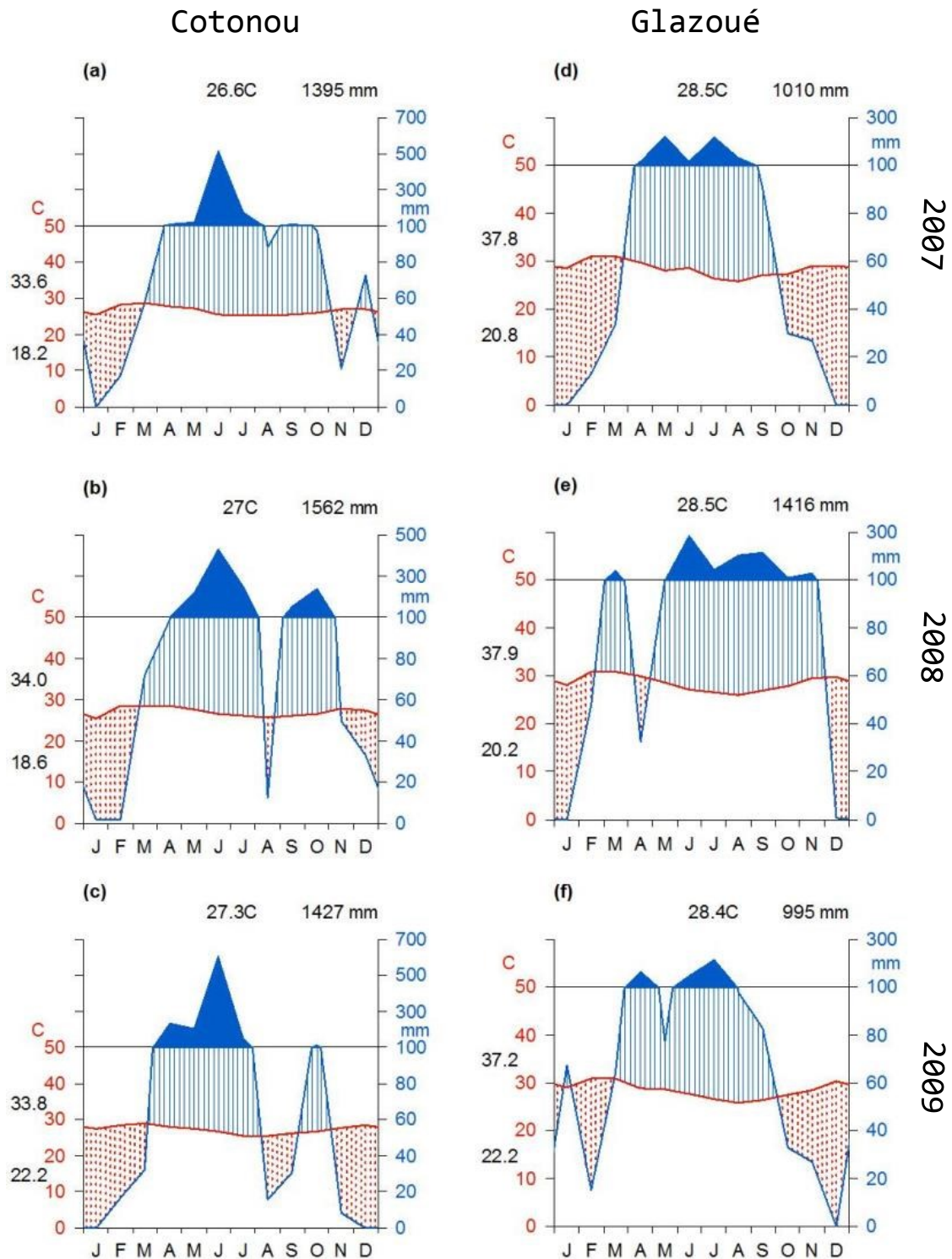


Figure 23. Climatogramme de Cotonou (en 2007 (a), 2008 (b), 2009 (c)) et de Glazoué (en 2007 (d), 2008 (e) et 2009 (f)). Les températures moyennes mensuelles et les cumuls de précipitations mensuels sont mis en graphique avec un rapport d'échelle de 1:2 afin de permettre une appréciation rapide des mois secs (aires en pointillés rouges), humides (aires hachurée en bleu) et très humides (aires colorée en bleu). L'échelle des précipitations change au-delà de 100 mm par mois. Les températures annuelles minimales et maximales sont présentées à côté des ordonnées. La température moyenne annuelle et la pluviométrie totale annuelle sont présentées en titre pour chaque climatogramme (Walter *et al.* 1975).

Le **Tableau 1** présente les caractéristiques pédologiques des deux sites d'expérimentation. Les sols sur la station de Cotonou sont fortement acides. La teneur en matière organique est faible sur les deux sites. Les sols de Glazoué présentent une plus grande disponibilité en nutriments (par exemple la quantité de phosphore assimilable et la capacité d'échange cationique).

Tableau 1. Principales caractéristiques pédologiques des deux sites d'expérimentation de 2007 à 2009.

Site (type de sol, FAO)	pH	C	N	P _{assimilable} (Olsen) ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Sable	Argile (%)						CEC
		Organique (%)	acidité				Ca	Mg	K	Na		
							(cmol kg ⁻¹)					
Cotonou (arenosol)	4,6	0,7	0,06	11	79	16	0,9	0,4	0,2	0,7	0,3	2,5
Glazoué (ferralsol)	5,7	0,8	0,05	8,0	72,0	12,0	8,1	0,5	0,4	0,3	0,1	9,3

Au Bénin, comme en Afrique de l'Ouest, les ignames *D. rotundata* sont, de loin, les plus cultivées. Elles couvrent environ 90 % des surfaces consacrées à l'igname dans chacun des différents pays producteurs d'Afrique occidentale, exception faite toutefois pour la Côte d'Ivoire. Les ignames *D. alata*, moins fréquentes, existent partout dans la zone de production ouest-africaine de l'igname. Elles ont une importance majeure en Côte d'Ivoire où elles représentent environ 60 % des surfaces cultivées en igname.

2.1.2. Dispositifs expérimentaux

Les expérimentations menées dans le cadre de cette thèse ont été réalisées par l'unité mixte de recherche AGAP du Cirad, en collaboration avec l'IITA. La direction de thèse était assurée par AgroParisTech et l'encadrement au quotidien par l'unité de recherche Astro de l'INRA. Les expérimentations de thèse font partie d'un ensemble d'expérimentations plus vaste mené au Bénin entre 2006 et 2009 sur l'écophysiologie de l'igname. Le **Tableau 2** présente un résumé des expérimentations réalisées et précise comment ont été utilisés les jeux de données au sein des Chapitres 3, 4 et 5.

Tableau 2. Expérimentations de thèse. N_{éch} et N_{rec} présentent respectivement le nombre d'échantillons utilisés pour les observations additionnelles et le nombre de plants récoltés en fin de saison pour la mesure des composantes du rendement. Ch.3, Ch.4 et Ch.5 indiquent les jeux de données utilisés dans les chapitres 3, 4 et 5 respectivement. Fl=Florido, Mo=Morokorou, Ko=Kokoro, Gn=Gnidou.

Essai	Année	Site	Cultivar	Plantation	Densité plant m ⁻²	Traitement	Nb de récolte	Observations additionnelles	N _{éch}	N _{rec}	Ch.3	Ch.4	Ch.5
1	2006	Cotonou	Fl, Mo, Ko	11-avr.	0,63	Azote	2	Interception	10	418			Oui
2		Cotonou	Fl, Gn	4-avr.	0,11	Densité	6	Topologie aérienne, Architecture racinaire	68	50	Oui		Oui
3		Glazoué	Fl, Mo, Ko	14-janv.	0,71	-	6	Recouvrement	144	308			Oui
4	2007	Cotonou	Fl, Gn	19-févr.	0,08	Azote	5	Architecture racinaire	68	11			
5		Cotonou	Fl, Mo, Ko	23-févr.	0,83	-	4	Interception, [N, P, K], Recouvrement, Litière	29	109		Oui	Oui
6		Cotonou	Fl, Mo, Ko	21-févr.	0,67	Azote	5	[N, P, K], Recouvrement, Litière	115	122	Oui		Oui
7		Glazoué	Fl, Mo, Ko	24-avr.	0,71	Azote	10	[N, P, K]	220	40			Oui
8		Glazoué	Fl, Mo, Ko	24-avr.	0,67	Azote	5	[N], Recouvrement	120	120		Oui	Oui
9	2008	Cotonou	Fl, Mo	20-avr.	0,67	-	-	Dynamique racinaire, DVR	13	76			
10		Cotonou	Fl, Mo	21-avr.	0,67	Azote	4	SPAD, DVF, [N, P, K], Nitrates, Litière	96	139	Oui	Oui	Oui
11		Cotonou	Fl, Mo	4-avr.	1,25	Azote, Potassium	1	-	0	64			
12		Glazoué	Fl, Mo	04-mai	0,67	Azote	4	-	96	337		Oui	Oui
13	2009	Cotonou	Fl, Mo	24-mars	0,67	Azote	5	Interception, DVF, [N, P, K], Nitrates, Litière, Recouvrement	96	162	Oui	Oui	Oui
14		Cotonou	Fl, Mo	06-mai	0,67	-	5	Architecture racinaire, Masse linéique	37	0			
15		Cotonou	Fl, Mo	20-avr.	0,67	-		Dynamique racinaire	12	0			
16		Glazoué	Fl, Mo	22-mars	0,67	Azote	3	DVF	72	149		Oui	

DVF : Durée de vie foliaire (jours).

DVR : Durée de vie racinaire (jours).

SPAD : mesure de teneur en chlorophylle avec un chlorophylle-mètre (SPAD 501, Konica Minolta, Osaka, Japan).

[N, P, K] : concentration tissulaire en azote, phosphore ou potassium.

Les 16 expérimentations présentées ont toutes été réalisées en blocs aléatoires complets avec de deux à quatre répétitions par unité expérimentale et par date d'échantillonnage. L'unité expérimentale est composée de une à trois plantes, entourées en tout sens d'une plante de bordure. Certaines observations ont été réalisées systématiquement sur tous les essais et pour chaque plante du dispositif : il s'agit du poids du semenceau, de la date d'émergence individuelle, du nombre de tiges principales, du nombre de nœuds portant des cataphylles, des biomasses fraîches et sèches (70°C durant 72h) de tiges et de feuilles, et des composantes du rendement (nombre et poids de tubercules). Pour les plantes échantillonnées, la surface foliaire a été soit (i) mesurée à l'aide d'un planimètre (Li-Cor 3100, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), comme c'est le cas à Cotonou en 2008 et 2009, (ii) soit estimée à l'aide d'une relation allométrique entre la biomasse sèche et la surface des feuilles, dans les autres situations ; le choix du modèle allométrique fait l'objet du Chapitre 5.

D'autres observations ont été réalisées ponctuellement. Elles sont précisées dans la colonne « observations additionnelles » du **Tableau 2** et illustrées à la **Figure 24** :

- Interception : des mesures d'interception du rayonnement ont été réalisées à l'aide d'un ceptomètre (AccuPAR, LP-80, Decagon Devices, Pullman, WA, USA).
- Topologie aérienne : la topologie aérienne (longueur d'axes, ramification, nombre de nœuds, nombre de feuilles) a été caractérisée dans le cadre d'une expérimentation tuteurée, de type « corde à linge », permettant de séparer les axes et de les observer de manière non destructive.
- Recouvrement : le recouvrement au sol par la plante a été estimé indirectement, soit visuellement à Glazoué (Marnotte 1984), soit par analyse d'image à l'aide du logiciel ImageJ et du logiciel R (Schneider *et al.* 2012, R Development Core Team 2013).
- DVF : la Durée de Vie Foliaire a été suivie dans certaines expérimentations par marquage de feuilles à différentes dates d'émissions et suivi hebdomadaire.
- Litière : les feuilles mortes tombées au sol ont été ramassées tous les trois jours et leur biomasse sèche a été mesurée.
- Architecture racinaire : l'architecture racinaire (topologie, ramification, profondeur, masse linéique...) a été caractérisée via des excavations successives (**Figure 10**).
- Dynamique racinaire : les dynamiques racinaires (vitesse de croissance, durée de vie racinaire...) ont été suivies à l'aide de rhizotrons de plein champ (Jourdan et Chopart 1998).
- [N, P, K] : les concentrations en azote, phosphore et potassium des différents organes (semenceaux, feuilles, tiges, feuilles mortes, tubercules) ont été mesurées.
- Nitrates : les concentrations en nitrates dans les feuilles, tiges et pétioles ont été mesurées.



Figure 24. Dispositifs de terrains installés à Cotonou : mesure de l'interception du rayonnement solaire par la culture d'igname à l'aide d'un ceptomètre (a), étude de l'architecture aérienne de l'igname à l'aide d'un dispositif de type "corde à linge" (b), estimation du recouvrement du sol par une culture d'igname à l'aide de l'analyse d'image (c), observation de l'architecture racinaire (d), et étude de la dynamique racinaire de l'igname à l'aide des rhizotrons de terrain (e).

Ces observations n'ont pas toutes été utilisées dans le cadre de cette thèse, mais elles nous ont permis d'obtenir des informations plus complètes sur les résultats mis en avant.

Afin de représenter les deux espèces majeures d'igname en Afrique de l'Ouest, deux variétés ont été retenues dans le cadre de la thèse. Il s'agit de Florido pour l'espèce *D. alata* et Morokorou pour l'espèce *D. rotundata*. Florido est une variété introduite en Afrique de l'Ouest au début des années soixante-dix depuis Puerto Rico. Comme la majorité des *D. alata*, c'est une variété à une seule récolte ; elle produit de deux à cinq tubercules de formes arrondies (Doumbia *et al.* 2004). Morokorou est une variété traditionnelle à double récolte, cultivée au Nord et Centre Bénin. La première récolte produit le plus souvent un seul tubercule allongé de forme cylindrique (Dansie *et al.* 1999). D'autres variétés de *D. rotundata* (Kokoro, Kpouna, Gnidou) ont été étudiées ponctuellement au cours des quatre années d'expérimentations, mais n'ont pas été utilisées dans le cadre de la thèse.

2.2. Hypothèses de travail et objectifs de l'étude

Le Chapitre 1 a montré que l'état actuel des connaissances de la culture d'igname est insuffisant pour permettre d'élaborer et piloter des systèmes de culture durables en Afrique de l'Ouest. Les études plus mécanistes menées récemment soulignent l'importance de la variabilité de rendement entre plantes d'une même parcelle. A l'heure actuelle cette variabilité reste inexpliquée et freine les tentatives de compréhension du fonctionnement de la plante. Il nous semble donc important de la quantifier, d'en comprendre les causes et d'en mesurer les conséquences.

Les faibles densités de plantation pratiquées en Afrique de l'Ouest et la plantation en buttes minimisent les interactions entre plantes d'igname. Il nous paraît donc peu probable que la compétition au sein de la parcelle et la variation des ressources expliquent cette variabilité. En revanche, l'utilisation par l'agriculteur de semenceaux d'origine et de tailles variables comme matériel de plantation, nous apparaît comme une cause possible de cette variabilité. Le fonctionnement de la plante et de la culture durant les premiers stades de croissance (de la plantation à l'apparition des premières feuilles vraies) tient donc potentiellement un rôle clé dans le déterminisme de la variabilité interplante. La sensibilité de l'igname à la photopériode aura tendance à hâter l'initiation de la tubérisation des plantes « retardataires » ; et l'imminence de la saison sèche ne permet pas de débordement de la saison culturale. Le retard pris par certaines plantes durant ce premier stade est donc susceptible de pénaliser directement le rendement. C'est pourquoi nous faisons les hypothèses que (i) la variabilité de taille entre individus s'exprime dès le premier stade, (ii) il n'existe pas (ou peu) de compétition entre plantes d'igname dans les systèmes de culture traditionnels en Afrique de l'Ouest, (iii) la variabilité de taille générée à la plantation n'est pas compensée par la suite et entraîne la variabilité de rendement observée à la récolte, et (iv) cette variabilité entraîne une perte de rendement à l'échelle de la parcelle. L'objectif de la thèse est donc d'étudier la variabilité interplante des deux espèces majeures d'igname en Afrique de l'Ouest, et plus particulièrement :

- de caractériser cette variabilité et d'en identifier les causes principales,
- d'identifier la structure de dépendance entre les différentes causes et quantifier leur contribution respective,
- de quantifier les conséquences agronomiques et économiques de cette variabilité à l'aide d'un modèle de croissance et de développement à l'échelle de la plante.

2.3. Organisation du mémoire

La suite du manuscrit est organisée en quatre chapitres et une conclusion. Les Chapitres 3, 4 et 6 correspondent respectivement aux trois objectifs fixés. Le Chapitre 5 est une mise au point préalable et nécessaire à la calibration du modèle-plante développé dans le chapitre 6. La présentation de ces quatre chapitres sous forme de publications implique inévitablement quelques débordements thématiques, c'est pourquoi, en tête de chapitre, un encart résume les points importants abordés et leur lien avec les objectifs fixés. La conclusion permet d'agréger ces différentes contributions et de les mettre en perspective.

Le Chapitre 3, intitulé *Caractérisation de la variabilité de taille et de rendement en culture d'igname, en relation avec la date d'émergence individuelle* a pour objectif de caractériser la variabilité interindividuelle de l'igname en culture à différents stades de croissance ; à partir de ces observations, une réflexion sur les causes probables de cette variabilité est menée. L'influence de la date d'émergence sur la tubérisation est plus spécifiquement étudiée. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *European Journal of Agronomy* (Cornet *et al.* 2014).

Le Chapitre 4 a pour objectif d'étudier l'influence des variables liées à la qualité du matériel de plantation (taille du semenceau, état à la plantation et date de plantation) et à la croissance de la plante durant les premiers stades (émergence, nombre de tiges principales, présence de cataphylles) sur les composantes du rendement. Il est intitulé *Relations entre pratiques culturales, croissance initiale de l'igname et composantes du rendement*. Il met en cohérence et quantifie la contribution de chaque variable potentiellement impliquée dans le développement de la variabilité du rendement. L'utilisation des réseaux bayésiens permet de rechercher la meilleure structure expliquant les données observées (réseau de relations directes et indirectes) et, dans un deuxième temps, de quantifier ces relations. Ce chapitre fait l'objet d'un article soumis à *Field Crops Research*.

Le Chapitre 5 est consacré à la mise au point d'une méthode indirecte permettant l'estimation de la surface foliaire, sa mesure à l'aide d'un planimètre n'ayant été possible qu'à Cotonou en 2008 et 2009. Pour les autres expérimentations, elle est estimée indirectement en fonction de la biomasse sèche des feuilles. Cette partie fait l'objet d'une publication acceptée à *Agronomy Journal* (Cornet *et al.* 2015). Calibrer la relation entre biomasse de feuille et surface foliaire était une étape nécessaire à la calibration du modèle-plante développé dans le Chapitre suivant.

Le Chapitre 6 est consacré à la mise au point d'un modèle de croissance et de développement à l'échelle de la plante, agrégeant les connaissances acquises dans les chapitres 3 et 4. Le modèle est ensuite utilisé pour simuler les conséquences agronomiques et économiques de la variabilité de l'igname à l'échelle de la parcelle en sommant les contributions individuelles simulées. Cette dernière partie fait l'objet d'un article soumis au *Journal of Agricultural Science*.

Chapitre 3

Caractérisation de la variabilité de taille et de rendement en culture d'igname, en relation avec la date d'émergence individuelle

*When a yam doesn't grow well,
we don't blame it.*

Proverbe Tshi (Ghana)

Ce chapitre correspond au premier objectif de la thèse : caractériser la variabilité du rendement individuel et en identifier les causes principales. Il est présenté sous la forme d'un article publié dans la revue *European Journal of Agronomy* (n°55, pp. 100-107); les co-auteurs sont J. Sierra^a, R. Tournebize^a et B. Ney^b.

Comme présentées en introduction, les causes de cette variabilité peuvent être multiples et la compétition entre plantes complique davantage leur évaluation. La première étape de ce mémoire a donc consisté à mesurer la variabilité de taille et de rendement à différents stades de croissance afin d'avoir une idée plus précise des causes potentielles. Pour ce faire, cinq expérimentations ont été conduites entre 2006 et 2009 sur deux sites au Bénin. La variabilité a été quantifiée à l'aide du coefficient de Gini et du coefficient d'asymétrie de Lorenz pour des plantes isolées et des plantes cultivées aux densités de plantation traditionnelles.

La variabilité mesurée est importante dans tous les essais et elle n'augmente pas avec la densité, ce qui exclut la possibilité d'une compétition entre plantes. Au vu de la structuration précoce de la variabilité entre individus, nous avons étudié plus spécifiquement l'influence de la date d'émergence sur la tubérisation : plus l'émergence est précoce, plus le rendement final est élevé.

Dans sa conclusion, cet article anticipe sur le Chapitre 5 en discutant des conséquences de la variabilité, tant pour l'agriculteur que pour le chercheur. Pour le premier, il s'agit avant tout d'une perte de rendement liée aux émergences tardives. Pour le chercheur, les conséquences sont multiples : depuis la pertinence d'appliquer un même traitement (une fertilisation par exemple) à des plantes d'âges différents, jusqu'aux difficultés d'analyser des populations fortement asymétriques et d'interpréter des résultats fortement variables. Les conséquences abordées ici seront complétées dans le chapitre 5 et synthétisées dans la conclusion.

^a INRA, UR1321 ASTRO, Agrosystèmes Tropicaux

^b AgroParisTech, UMR1091 INRA AgroParisTech

Yams plant size hierarchy and yield variability: emergence time is critical

Abstract

Yam crops (*Dioscorea* spp.) present a very high and unexplained interplant variability which hinders attempts at intensification. This paper aims to characterize the plant-to-plant variability in yield and to identify its underlying causes for the two major yam species (*Dioscorea alata* and *Dioscorea rotundata*). Four field experiments were carried out between 2006 and 2009 in Benin. Yams were grown using a traditional cropping method (i.e. in mounds at 0.7 plants m⁻²) without biotic or abiotic stresses. In order to test interplant competition, a low density treatment (0.08 plants m⁻²) was included for *D. alata* in the 2006 experiment. Throughout four years of experimentation, yields varied from 12 Mg ha⁻¹ to 21 Mg ha⁻¹. Both yam species presented a high interplant coefficient of variation (CV) for tuber yield (42 to 71%). The unbiased Gini coefficient (G') was used to measure how steep a hierarchy is in an absolute sense. CV and G' of individual plant biomass both confirm clear plant size hierarchies from early growth. However, no difference in the CV of plant size and plant tuber yield was observed between high and low plant density. This implies that, despite early interaction between neighbouring plants, competition was not the driving factor controlling plant variability. In fact uneven emergence proved to be the primary cause. Yam emergence takes place over a long period (e.g. it took 51 and 47 days for the 90% central range to emerge for *D. alata* and *D. rotundata* respectively), creating an early inter-plant size hierarchy which later affected tuber production. For both species, plants which emerged early initiated their tuberization earlier in the growing season and reached higher maximum yield regardless of weather conditions (e.g. 1200 and 764 g plant⁻¹ for early-emerging *D. alata* and *D. rotundata* plants respectively, and 539 and 281 g plant⁻¹ for late-emerging plants). Plant size hierarchization together with its observed left-skewed distribution, led to reduce total and marketable yield by increasing the proportion of small tubers. These results highlight the need to better understand the underlying mechanisms controlling the yams' uneven emergence before attempting to improve traditional cropping systems.

Keywords: *Dioscorea*, yam, emergence, plant size hierarchies, tuber yield, cohort

3.1. Introduction

Dioscorea is a C3 monocotyledonous genus grown throughout the tropical world for food, pharmaceutical products, and ornamental purposes (Ayensu 1972, Cornet *et al.* 2007). It is an important food crop in at least ten tropical countries from Nigeria to Jamaica and the Solomon islands, accounting for 155 million inhabitants. More than 85% of world yam production takes place in West Africa (FAOSTAT 2014). Despite its economic value, only limited literature is available on the physiology of the crop and on the effect of agricultural practices on yields (Onwueme and Haverkort 1991). This is particularly important because of the tremendous yield gap (Nin-Pratt *et al.*, 2011) and the wide range of crop management practices applied to yams; e.g. staked or non-staked, multiplication by sets of various size and origins, and varying fertilizer rates and planting dates (Orkwor *et al.* 1998).

Attempts to better understand yam crop physiology and reduce yield gap come up against the very high and still unexplained intra-field yield variability (Akoroda 1984, Ferguson *et al.* 1969; Okoli *et al.* 1999). Coefficient of variation (CV) of individual plant yield is often used to estimate this variability (Weiner and Solbrig 1984). While plant yield CV reported in the literature for potato (*Solanum tuberosum* L.) or sweet potato (*Ipomea batatas* L.) hardly reached 30%, yams have a CV as high as 60% (Akoroda 1984, Alcoy *et al.* 1993, Okoli *et al.* 1999, Wurr *et al.* 1993). Consequences of this plant-to-plant yield variability are already known for other root and tuber crops: (i) lower mean yield, (ii) lower marketable production due to tiny and oversized tubers, and (iii) difficulties for intensifying cropping systems because of the high variability of the individual's response to agronomic practices (Alcoy *et al.* 1993, Mackerron *et al.* 1988).

Beneath an apparently uniform cover, yam fields contain individual plants of variable size. In fact, most plant populations exist as size hierarchies of individuals (Weiner and Thomas 1986). The size hierarchy refer to the frequency distribution of individual plant sizes in which relatively few individuals contribute most of the population's biomass and most individuals are relatively small. These unequal distributions are appropriately thought of as size (usually biomass) inequalities (Weiner and Thomas 1986). In controlled environment and monospecific stand, Weiner and Thomas (1986) identified two main factors driving strong individual size hierarchies. First, they showed that these size distributions could be a direct consequence of interplant competition. Here competition refers to the negative effects caused by the presence of neighbors by reducing the availability of resources (Harper 1977). Furthermore, Weiner and Thomas (1986) demonstrate the existence of a positive relationship between size inequality and population density as a consequence of increasing interplant competition with increasing plant density.

However interplant competition might be limited in the traditional cropping systems of West African farmers because of the low yams planting density.

The second factor driving strong individual size hierarchies highlighted by Weiner and Thomas (1984) is the uneven emergence, leading to plant age differences (Black and Wilkinson 1963, Damgaard and Weiner 2000). Unlike potatoes, yams do not benefit from a well-structured certified tuber seed production system allowing fast and uniform sprouting. Because yams are grown by planting pieces of tuber, or small whole tubers (called seed yams) saved from the previous season, many factors may affect emergence. Accordingly uncontrolled seed yam physiological age, size and tuber portion origin (proximal, middle or distal) may influence emergence time (Orkwor *et al.* 1998) while seed quality (e.g. dry matter and nutrient content) may affect sprouting vigour (Ferguson 1973, Orkwor *et al.* 1998). These uncontrolled conditions may lead to a population with disparate plant ages. Hence we hypothesize that for West African conditions yam yield variability in the field is rather a direct consequence of individual emergence variability but not an effect of interplant competition.

The objective of this study was to test that hypothesis. The aims were to assess plant-to-plant yield variability for the two major yam species (*Dioscorea alata* L. and *Dioscorea rotundata* Benth.), and to identify the underlying mechanisms controlling it in the field (emergence and competition). The consequences of these findings are discussed in terms of further improvement of yam cropping systems.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Experimental site

The data used in this study come from four trials carried out at AfricaRice/IITA-Cotonou Station (Benin, 6°25 N, 2°19 E, 23 m asl) between 2006 and 2009, using the two main yam species *D. alata* and *D. rotundata*. For *D. rotundata* the cultivar Morokorou was used. It is a traditional early-maturing variety originating from north Benin, producing a few (1-3) cylindrical tubers. For *D. alata* the cultivar Florido was used. It was introduced into West Africa from Puerto Rico in the early 1970s and produces two to five round tubers (Doumbia *et al.* 2004).

The soils used in this study are arenosols (FAO-ISRIC-ISSS 1998) with good physical characteristics but low nutrient levels (**Table 3**). The field experiments were located in the forest-savannah transition zone. The climate is sub-equatorial with a bimodal rainfall pattern and a mean annual rainfall of 1200 mm, falling mainly during the rainy seasons from March to July and from September to October. The mean annual temperature was about 27°C with a low diurnal variation of 7–10°C. All trials followed traditional planting systems used in West Africa. Small entire seed tubers with a constant weight of 400 g were planted without staking in mounds at a density of 0.7 plant m⁻². In order to test interplant competition a low density treatment of 0.08 plant m⁻² was added for *D. alata* in the 2006 experiment. And to completely avoid competition in this treatment, plants were staked and a rope network allowed each stem to grow individually without any plant interaction.

Table 3. Trials soil characteristics.

Year	Trial	pH	Organic		Available P (Olsen)	Sand	Clay	Exchangeable					CEC
			C	N				Ca	Mg	K	Na	acidity	
			(%)										
2006	T1	4.7	0.5	0.05	8	72	20	1.0	0.5	0.1	0.6	0.3	2.5
2007	T2	4.7	0.8	0.06	22	80	16	1.2	0.5	0.1	0.6	0.4	2.9
2008	T3	4.4	0.6	0.05	9	82	14	0.7	0.3	0.2	0.8	0.2	2.1
2009	T4	4.7	0.7	0.06	7	82	14	0.6	0.4	0.2	0.9	0.3	2.4

Compound fertilizer was applied at a rate of 60 kg N ha⁻¹, 30 kg P ha⁻¹ and 140kg K ha⁻¹ one month after emergence. Additional N was applied two months after emergence as urea at a rate of 60 kg N ha⁻¹. The crop was irrigated to field capacity at planting. Afterward it was irrigated according to a water balance, and further supplementary irrigation (totaling between 80 to 150 mm depending on the cropping season) was applied to replace estimated evapotranspiration

using overhead sprinklers (Marcos *et al.* 2009). The plants did not show any visual evidence of water stress or nutritional imbalance. Weed control was done by hand approximately every two weeks. All experiments were completely randomized design (the yam species being the only factor with two level: *D. rotundata* and *D. alata*) using four replications of 25 plants per treatment.

3.2.2. Plant sampling

Individual emergence was recorded when a tuber sprout emerged from the soil. Individual plant emergence dates were recorded in all trials until final plant stand. Final emergence rate as defined by the percentage of emerged plants was always higher than 95%. Mean emergence date and its standard error between the four years were May 7th \pm 10 days. For each experiment the date of field emergence was determined by the date where 50% of individual plants had emerged. This date was used to define further plant sampling dates. In this study time to plant sampling is always expressed in number of days after 50% emergence (DAE). Five or six plant samplings were made during the crop's lifespan (typically 30, 60, 80, 125, 180 and 230 DAE). At each sampling date, an area of 1.2 m² was totally harvested. The sampled plants were always bordered by at least one plant in each direction. At each sampling date the plant above-ground fresh and dry biomass, the number of tubers per plant and the fresh and dry biomass of each individual tuber were measured. The trials were ended at 230 DAE with the last sampling, long after tuber maturity.

Because of the prostrate habit of yams, only sampling dates up to 90 DAE allowed individual measurements of above-ground and tuber biomass. Later it was not possible to separate individual plants and above-ground measurements were based on soil area. So after 90 DAE, yield components (i.e. tuber number per plant and tuber weight) were the only individual measurements to rely on.

In order to ensure the absence of biotic stress a visual estimation was made for the main foliar diseases (anthracnose for *D. alata* and viruses for *D. rotundata*) and for the main tuber diseases (nematodes and mealy bugs) at harvest. Only in those few instance, plants exhibiting disease symptoms were discarded from our samplings.

3.2.3. Statistical analysis

Differences in yield between years and species were tested using ANOVA in conjunction with Tukey's test to determine the significance of differences between means.

The means and coefficients of variation (CV) were used to characterize plant size distribution. Beyond traditional dispersion measures of distribution, this study focused on inequality rather than on asymmetry in describing the size hierarchy (Bendel *et al.* 1989). Therefore the Gini coefficient proposed by Bendel *et al.* (1989) was used to measure how steep a hierarchy is in an absolute sense. The Gini coefficient is population- and scale-independent. It means that its value does not change if each individual's size is raised in the same proportion. Thus, it works equally well on a small group as it does on a large group (Bendel *et al.* 1989) and it allow the comparison of inequalities between populations with different means (Weiner and Solbrig 1984). It has a minimum value of 0 when all individuals are equal in weight and a maximum of 1 when all individuals but one have zero weight. Steepness of hierarchy is measured with a Gini coefficient ordered as proposed by Damgaard and Weiner (2000):

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n (2i-n-1)x'_i}{n^2\mu} \quad (1)$$

where n is the number of plants, x'_i is the size of the plant i and μ is the average plant size. Glasser (1962) shown that sample Gini coefficient calculated by **Eq. (1)** should be multiplied by $n(n-1)^{-1}$ to reach unbiased estimates (G).

Populations with different size distribution can have the same G' , depending on whether most of the inequality is due to large or small individuals (Weiner and Solbrig 1984). So the Lorenz asymmetry coefficient (J) was used to estimate the degree of asymmetry of the distribution of plant variables (Damgaard and Weiner 2000). The Lorenz asymmetry coefficient is defined as the point at which the slope of the Lorenz curve is parallel to the line of equality (Weiner and Solbrig 1984). So, when $J>1$ the inequality is due mostly to a small number of very large individuals, while when $J<1$ the inequality is due mostly to a large number of very small individuals. G' and J were calculated using the ineq extension package for the software environment R (R Development Core Team 2013) and the Lorenz.R function developed by Buckley and Daamgard (2012).

In order to test the influence of emergence on yield, the emergence dates were ordered and their distribution was divided into five classes (pentiles), each containing a fifth (20%) of the population: first 20 percentile (P0-20), 20th to 40th percentile (P20-40), 40th to 60th percentile (P40-60), 60th to 80th percentile (P60-80) and last 20 percentile (P80-100). Differences of mean tuber biomass between emergence classes were tested using ANOVA.

The time course of plant tuber weight for each emergence class was modelled using non-linear regression curve fitting and plotting using *nls* function, *drc* and *ggplot2* extension packages for the software environment R (R Development Core Team 2013). In a preliminary study logistic, Gompertz, Richards and Weibull models and the beta growth function described by Yin *et al.* (2008) were compared. The quality of fit for each model was estimated using the Akaike Information Criterion and the extra sum of squares (Akaike 1973). The beta growth model gave the best fit over all the trials (data not shown). The beta growth function is a three-parameter growth equation with an initial weight of zero:

$$w = w_{max} \left(1 + \frac{t_e - t}{t_e - t_m} \right) \left(\frac{t}{t_e} \right)^{\frac{t_e}{t_e - t_m}} \text{ with } 0 \leq t_m < t_e \text{ and } w = w_{max} \text{ if } t > t_e \quad (2)$$

where t_m (DAE) is the time at maximum growth rate and W_{max} (g tuber plant⁻¹) is the maximum value of tuber weight w (g tuber plant⁻¹), which is reached at time t_e (DAE).

To verify the suitability for fitting individual emergence classes (full model) compared with a single fit for all the classes (reduced model), an ANOVA was used to test whether reduction in the residual sum of squares are statistically significant or not (Lomax and Hahs-Vaughn 2012). Differences in model parameters (t_e , t_m , W_{max} in **Eq. (2)**) between each emergence class were tested using the *compParm* function of the *drc* extension package for the software environment R (R Development Core Team 2013).

Finally, differences in yield component distributions between extreme emergence classes (P0-20 and P80-100) were tested using a two-sample Kolmogorov-Smirnov test (Justel *et al.* 1997). The Kolmogorov-Smirnov statistic quantifies the distance between the empirical cumulative density functions of the two extreme emergence classes for each variety and yield component (e.g. plant tuber weight, tuber number per plant and plant mean tuber weight).

3.3. Results

3.3.1. Yield variability

The statistics of yam yield variability throughout the four years demonstrated the high variability between and within experiments (**Table 4**). For traditional plant stands (i.e. 0.7 plant m⁻²), yams yielded between 6.9 and 23.8 Mg ha⁻¹ of fresh tubers over the 4 years of experiments. In 2008 and 2009 *D. rotundata* had higher yield than *D. alata*. The *CV* of individual plant yield was always above 40% and was highly correlated ($R^2=0.98$, $P<0.001$) with *G'*. In all experiments, *S* was always less than 1, indicating that plant yield inequality is due mostly to a large number of small individuals. There was no difference in the *CV* and *G'* of the yield of *D. alata* between traditional planting density (0.70 plant m⁻²) and isolated plants (0.08 plant m⁻²).

Table 4. Individual yield inequality statistics: number of samples (N), coefficient of variation (CV), unbiased Gini coefficient (*G'*) and Lorenz asymmetry coefficient (*S*). Yield values having different letters are significantly different at the 5% level

Year	Trial	Density (plants m ⁻²)	Species	N	Yield (Mg ha ⁻¹)	CV (%)	<i>G'</i>	<i>S</i>
2006	T1	0.08	<i>D. alata</i>	50	5.5 ^a	45	0.25	0.90
		0.70	<i>D. alata</i>	50	19.1 ^{cd}	42	0.24	0.88
		0.70	<i>D. rotundata</i>	50	16.1 ^{bd}	55	0.31	0.67
2007	T2	0.70	<i>D. alata</i>	95	22.1 ^d	57	0.32	0.91
		0.70	<i>D. rotundata</i>	95	23.8 ^d	59	0.33	0.78
2008	T3	0.70	<i>D. alata</i>	72	6.9 ^a	65	0.36	0.85
		0.70	<i>D. rotundata</i>	72	14.0 ^{bc}	60	0.33	0.89
2009	T4	0.70	<i>D. alata</i>	72	12.4 ^{ab}	67	0.36	0.96
		0.70	<i>D. rotundata</i>	72	20.7 ^d	52	0.28	0.89

3.3.2. Individual size distribution over time

The individual yams' emergence distribution in the four trials was typical of an uneven emergence (**Figure 25**). Emergence distribution was left skewed and the 90% central range was spread over 51 and 47 days for *D. alata* and *D. rotundata*, without any significant distinction between species. The 90% central range is defined by the numerical difference between the values of the 5th and 95th percentiles.

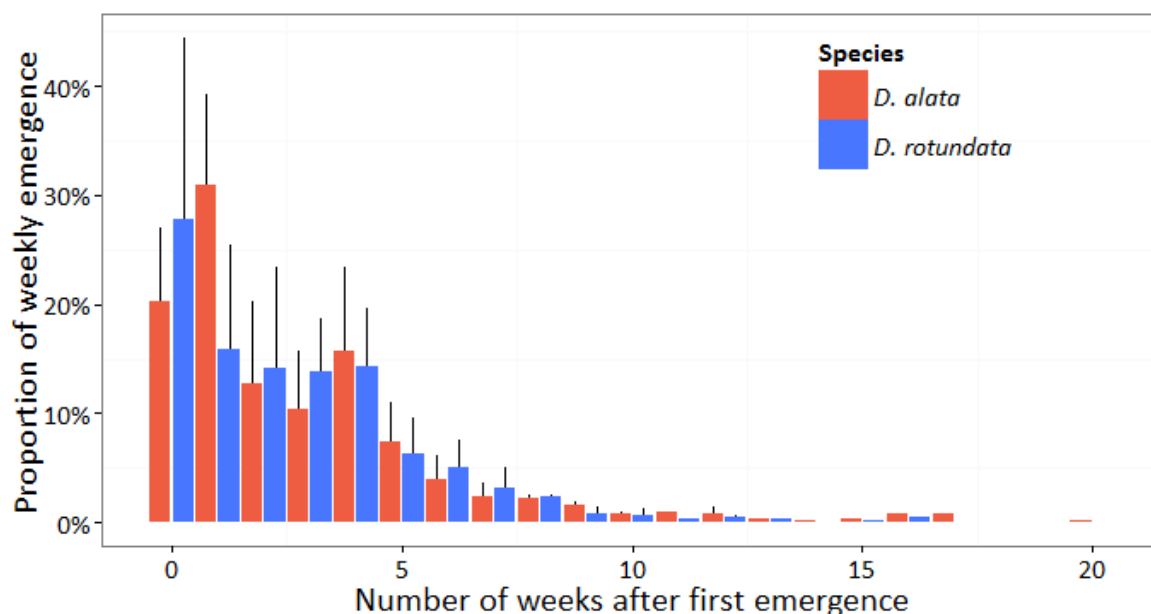


Figure 25. Distribution of the weekly proportion of emergence for *D. alata* and *D. rotundata* averaged over trials carried out from 2006 to 2009. Error bars indicate standard deviations between years.

As an example, **Table 5** presents a summary of individual plant weight and yield statistics over time for trial 2 in 2007. For both species individual plant size inequality started from the very beginning of crop life (**Table 5**). The CV of individual total dry matter was very high as soon as the first month after emergence for both species. The final plant tuber dry matter had an even higher CV. Other trials showed the same trend.

Table 5. Summary of individual plant weight statistics over time. DAE is the number of days after 50% emergence, N is the number of observations and CV is the coefficient of variation

Species	DAE	N	Total plant dry weight		Tuber dry yield	
			Mean (g plant ⁻¹)	CV (%)	Mean (g plant ⁻¹)	CV (%)
<i>D. alata</i>	30	16	31	84		
	60	16	115	39		
	90	16	288	45	42	121
	120	16			205	98
	150	16			613	71
	230	120			831	116
<i>D. rotundata</i>	30	16	35	57		
	60	16	130	47		
	90	16	239	49	127	102
	120	16			171	59
	150	16			584	63
	230	120			965	93

3.3.3. Influence of emergence date on subsequent plant yield

The model statistics and parameters summary by species highlight some significant differences between emergence classes (**Table 6**). For both species, the main differences between emergence classes concerned the maximum tuber weight (W_{max}) and time to reach it (t_e): the earlier the plant emerged, the higher the plant yielded and the faster this yield was achieved. Difference in final plant yield amongst emergence class was always significant for *D. rotundata* while it was only significant for extreme emergence class for *D. alata*. For both species, differences in the time to achieve the final yield were only significant for extreme emergence class. Only for *D. rotundata* were there some significant differences in the time to maximum growth rate (t_m) between the first emergence class (P0-20) and the others.

Table 6. Beta growth function parameters fitted to emergence classes and yam species. P0-20 is the first 20 percentile class, P20-40 is the 20th to 40th percentile class, P40-60 is the 40th to 60th percentile class, P60-80 is the 60th to 80th percentile class, P80-100 is last 20 percentile class. W_{max} is the maximum value of tuber weight, t_e is the time at maximum tuber weight and t_m is the time at maximum growth rate. Model parameters with different letters are significantly different at the 5% level for a given species.

Species	Emergence class	Model parameters		
		W_{max} (g plant ⁻¹)	t_e	t_m (day of the year)
<i>D. alata</i>	P0-20	764 ^a	239 ^a	231 ^a
	P20-40	734 ^{ab}	247 ^a	229 ^a
	P40-60	569 ^{bc}	253 ^a	236 ^{ab}
	P60-80	439 ^c	313 ^a	288 ^{ab}
	P80-100	281 ^c	293 ^a	271 ^b
<i>D. rotundata</i>	P0-20	1200 ^a	239 ^a	218 ^a
	P20-40	1056 ^b	269 ^b	240 ^b
	P40-60	929 ^b	279 ^{ab}	246 ^{ab}
	P60-80	733 ^c	254 ^{ab}	237 ^{ab}
	P80-100	539 ^d	269 ^{ab}	247 ^b

Plant tuber dry weight over time shown significant differences between species (**Figure 26**). Whatever the emergence class, *D. rotundata* presented an earlier tuberization than *D. alata*. For the sake of simplicity, **Figure 26** only shows three emergence classes e.g. P0-20, P40-60 and P80-100. For both species, the earlier the emergence class, the earlier the tuberization and the higher the yield.

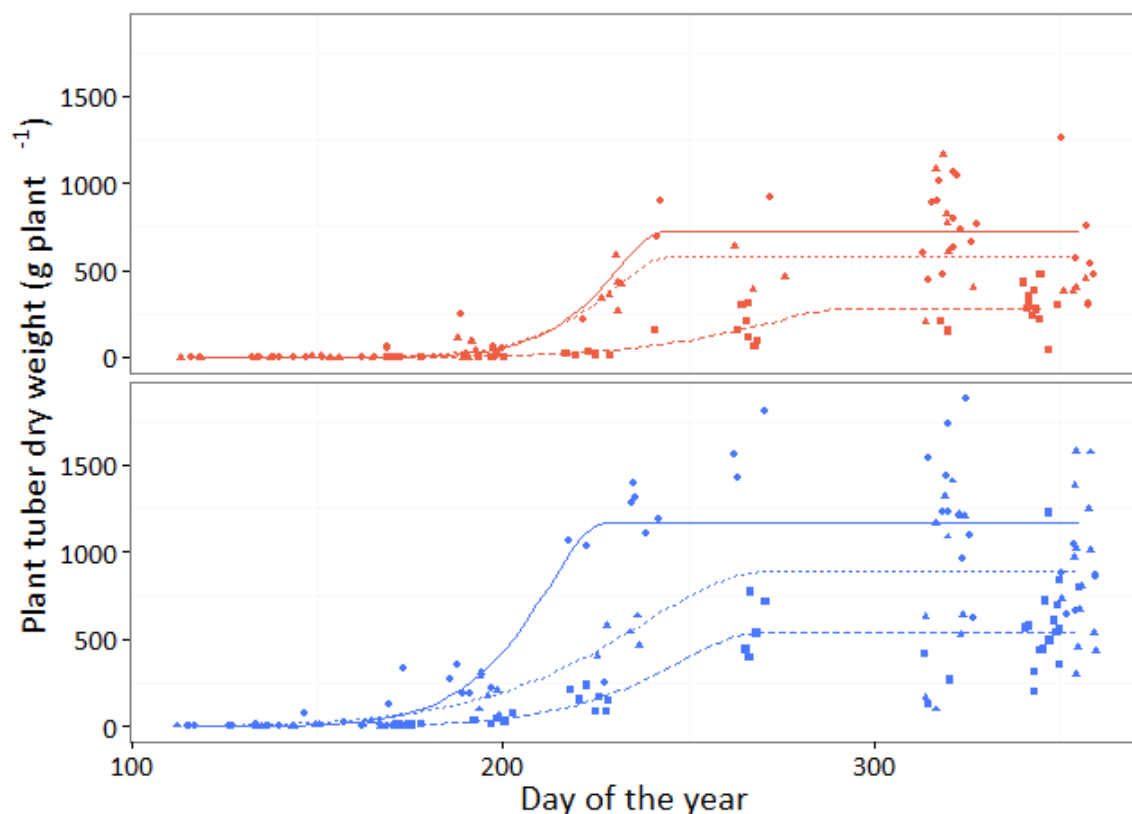


Figure 26. Plant tuber weight as a function of time of *D. alata* (in red) and *D. rotundata* (in blue) for three different emergence classes: P0-20 is the first 20 percentile emergence class (solid line), P40-60 is the 40th to 60th percentile class (dotted line) and P80-100 is last 20 percentile class (dashed line). Lines correspond to the fitted beta growth model.

3.3.4. Influence of emergence date on plant yield components

The influence of emergence class on yam yield components was significant (**Figure 27**). For easier readability **Figure 27** only presents data for extreme emergence classes: the top 20 percentile (P0-20) and the last 20 percentile (P80-100). For both species, the plant tuber dry weight of the late-emerged plants showed significantly narrower distributions skewed towards smaller values compared with the early-emerged plants (**Figure 27a** and **Figure 27b**). Despite this similar behaviour of *D. alata* and *D. rotundata* for total plant yield, significant differences between species were observed for tuber number and tuber dry weight. For *D. alata*, differences between emergence classes concerned the tuber numbers per plant (**Figure 27c** and **Figure 27e**). In contrast, for *D. rotundata* the main difference between emergence classes concerned the mean tuber weight (**Figure 27d** and **Figure 27f**).

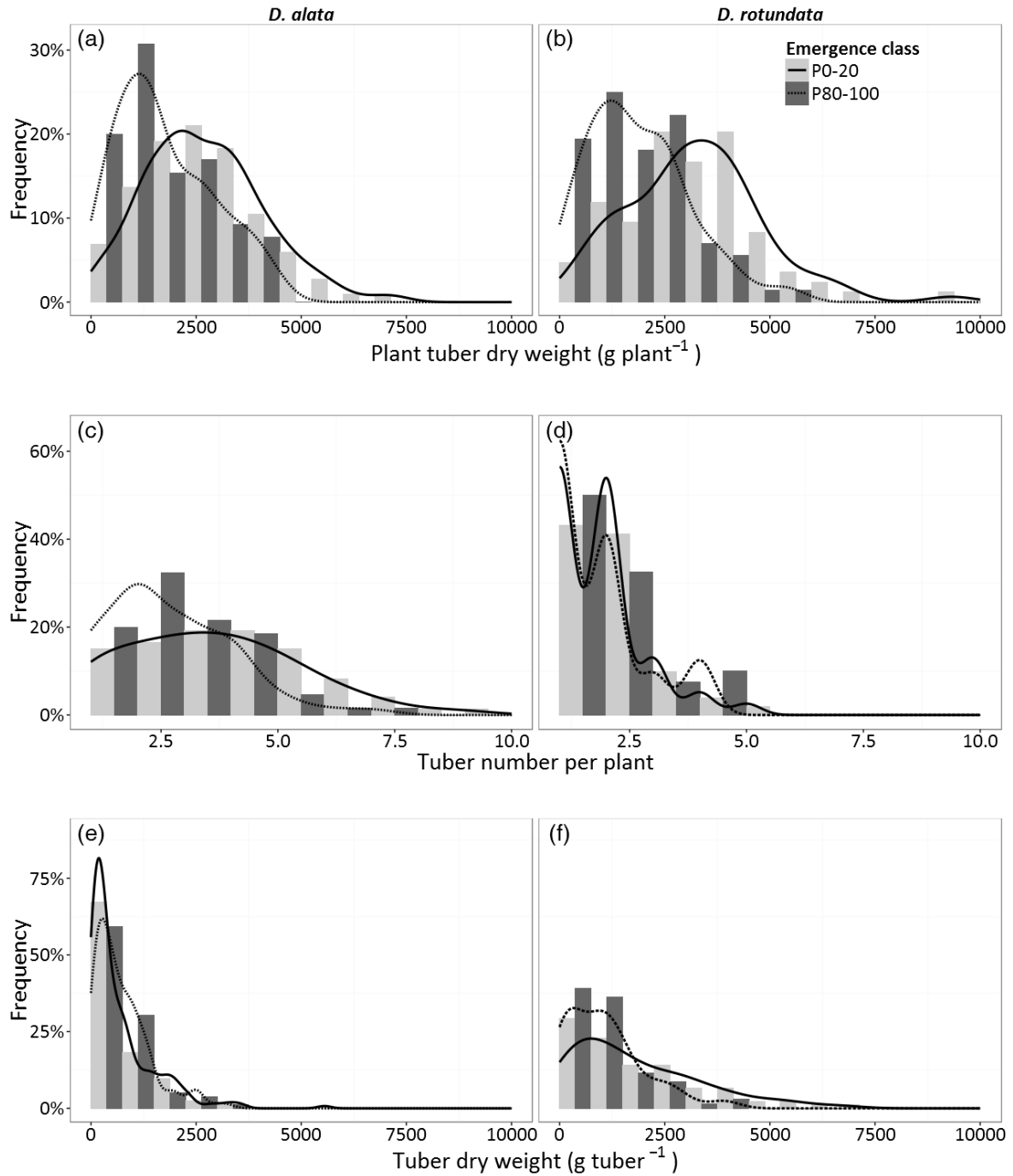


Figure 27. Frequency distribution of: plant tuber dry weight (a) and (b), number of tubers per plant (c) and (d), and tuber dry weight (e) and (f) of early (P0-20 is the top 20 percentile emergence class) and late (P80-100 is last 20 percentile emergence class) emergence class for two yam species (*D. alata* and *D. rotundata*). Lines correspond to the adjusted empirical probability density function for early (solid line) and late (dotted line) emergence classes.

3.4. Discussion

3.4.1. Yam plant size hierarchy

This study confirmed the tremendous variability in individual yam plant yield on the field scale. The three major findings of this study are: (i) plant yield variability is mainly due to uneven emergence rather than interplant competition, (ii) the earlier the plant emerges, the higher the tuber yield, and (iii) there is a species effect in the response of yield components to different emergence classes. Throughout four years of experiments, both yam species (*D. alata* and *D. rotundata*) exhibited very clear plant size hierarchies. Weiner and Solbrig (1984) have proposed the use of CV and G' together to define and quantify plant size hierarchies. In the present study, yam plant yield had a CV of over 40% and G' up to 0.35 while commonly observed interplant CV for tuber crops such as potato or sweet potato scarcely reached 20% (Smith 1938, Storck 2011). To our knowledge, there is no available information on G' for root and tuber crops. Sadras and Bongiovanni (2004) reported G' values from 0.04 to 0.19 for maize (*Zea mays* L.), and Ellison and Rabinowitz (1989) found G' value of 0.20 for pea (*Pisum sativum* L.). The observed high values of CV and G' highlight the variation of yam plant yield. Moreover CVs of total plant biomass confirm this observation.

For West African conditions, yam plant variability is not a direct consequence of interplant competition. Weiner (1985) showed that G' of plant size increases sharply with increasing density due to increase competition. For *D. alata* in 2006, no difference was found in this coefficient between virtually isolated plants and the traditional African plant stand density. Because there was no interference between plants in the isolated plants treatment, there was also no competition. So for the isolated plant stand, none of the interplant variability (as measured by CV or G') could be assigned to competition. Therefore because both coefficients (CV and G') are similar between the two treatments it can be concluded that there is no competition in this study. Our results differ from those obtained by Vega and Sadras (2003) and Weiner and Thomas (1986), who observed increasing competition with increasing plant density for many crops. The lack of competition in this study could be due to the low density traditionally practiced in the yam fields of West African farmers. Indeed, in order to get the biggest tubers at harvest farmers plant yams at 0.7 plant m⁻² in individual big mound, limiting interactions between plants. So yams grown in mounds at traditional West African planting density can be assumed to behave like isolated plants. Nevertheless, yam interplant competition should not be ignored in other situations. In fact, as a prostrate crop with very shallow rooting system, interplant competition may be considerable at higher plant density. Elsewhere in the world, yams are grown at a very

wide range of plant density: medium in Caribbean (2-3 plants m⁻²) to very high in Japan (6-9 plants m⁻²) (Orkwor *et al.* 1998). With so much variation in cropping density, competition effects are likely to be specific to each cropping system.

High CVs of total plant biomass can be observed from the first weeks of growth. Such a high and early plant size inequality results from a heterogeneous emergence and/or initial growth rates. Van der Zaag and Van Loon (1987) showed that for potato, 90% of seed tubers emerge within 10 to 20 days depending on storage conditions. The results of this study indicated that yams took twice as long to emerge.

For both species, early-emerged plants initiated their tuberization earlier in the growing season and reached higher maximum yield. Photoperiod sensitivity may explain why late-emerging plants yielded less. Indeed yams are photoperiodic crops (Marcos *et al.* 2009, Marcos *et al.* 2011, Shiwachi *et al.* 2002) and a daylength greater than 12 hours favours growth of vines while satisfactory tuber growth takes place during shorter daylengths. Late emergence means a shorter period of vegetative growth and less leaf area index for tuber growth, resulting in lower yields. The results of this study are in accordance with these observations.

Results showed that while plant tuber yield reduction linked to late emergence for *D. alata* was mainly due to smaller tuber number per plant, plant yield reduction for *D. rotundata* resulted from smaller mean tuber weight. This indicates a different strategy for yield formation, which could be associated with a different sensitivity to photoperiod. Differences between species for the response of the yield components to delayed emergence have already been observed for potato (Rykbost and Locke 1999).

3.4.2. Consequences

Managing a crop consisting of individual plants of various ages and sizes has important constraints: (i) for the farmers, plant size variation leads to reduced total and marketable yields, (ii) for researchers, it affects both statistical analysis and interpretation of experimental results. The detrimental effect of delayed emergence may be exacerbated in traditional cropping systems where no irrigation is available. Indeed in West Africa irrigation is scarce and the end of the cropping season is determined by the rainfall pattern. Hence a delay in emergence might not only affect the length of the growing period, but could also reduce the growth rate at the end of vegetative phase due to water deficits. Shortening of the growing season or untimely tuberization can both lead to decreased plant and crop yield. Reduced marketable yield could be another

consequence of plant size hierarchy because yam prices on West African markets are based on tuber size (i.e. bigger tubers attract a higher price) (Orkwor *et al.* 1998). *D. rotundata* shown a higher proportion of smaller tubers in late-emerging plants compared to early ones. Uneven emergence thus leads directly to reduced profitability for this yam species. Because tuber size of *D. alata* is less affected by emergence delay, this species may represent a more profitable option. In order to reduce emergence variability further research are needed to determine the cost benefit ratio of producing quality seed tubers from alternatives multiplication techniques as vine cuttings, vitroplant or microtuber (Olivier *et al.* 2012). Improved storage techniques could also reduce the emergence variability (Van Loon 1987).

From an agronomic perspective, the high plant variability affects crop response to agronomic practices (e.g. fertilization) because of different responses of each plant's physiological age or size. From a statistical point of view, skewed distributions make it difficult to apply classical statistical analysis. Moreover, highly variable plant size induces large standard error and obvious difficulties to obtain statistically significant results. For instance, Cornet *et al.* (2005) found that only 22% of 200 field experiments dealing with yam fertilization showed a significant increase in crop yield. This emphasizes that high plant size inequality may hinder attempts at crop intensification because the experimental error is too great to detect any positive effect of the agronomic practices tested.

To overcome the detrimental effects of plant inequality on experimental precision, the size of the experimental unit or the number of replications can be increased. However, this solution, while applicable, is expensive and time-consuming. The results of this study suggest a better solution. Because of the high interplant variability and thanks to the absence of competition, cohorts could be a suitable experimental unit for analysing processes in yam field populations. A cohort can be defined as a group of individuals characterized by the same phenological stage (Deaton and Winebrake 2000). The cohort population dynamics concept is commonly used in ecology to simulate animal population dynamics at different physiological stages (e.g. Castanera *et al.* 2003). This concept has rarely been applied to plant systems (Tixier *et al.* 2004). Unlike existing studies based on the mean plant concept, the cohort structure is well suited for describing population dynamics in a yam field, where a cohort would represent the number of individuals belonging to the same emergence class.

These findings stress the need to better understand and control the causes of uneven emergence of yams before attempting to improve traditional cropping systems. A better control

of tuber seed characteristics (e.g. physiological age, nutrient content, size, origin) could lead to more uniform and higher crop yields.

Acknowledgements

We thank M. Sodanhoun, C. Adiba, D. Damissi and J. Lawson for field assistance, Dr R. Bonhomme for helpful comments on the manuscript, and A. Scaife for the English editing. We thank the anonymous reviewers for their constructive suggestions, which significantly improved the manuscript.

Chapitre 4 Relations entre pratiques culturelles, croissance initiale de l'igname et composantes du rendement

*Pour le couteau,
il n'y a point de secret à l'intérieur de l'igname.*
Proverbe Fon (Bénin).

Au vu du chapitre précédent, le rôle du matériel de plantation sur la variabilité de taille et de rendement entre plantes est indéniable. Pourtant ces deux caractéristiques principales (son âge physiologique et son contenu en nutriments) nous sont inaccessibles. En effet, compte tenu des conditions de récolte et de stockage, il n'est pas possible, lors de l'achat de semenceaux en milieu paysan, d'en connaître l'âge physiologique. De plus, des analyses préliminaires de la composition d'un lot de semenceaux montrent que le contenu en hydrates de carbone, azote, phosphore et potassium varie fortement entre semenceaux.

C'est pourquoi le Chapitre 4 a pour objectif d'étudier, de manière plus exhaustive, l'influence des variables liées à la qualité du matériel de plantation (taille du semenceau, état à la plantation et date de plantation) et à la croissance de la plante durant les premiers stades (émergence, nombre de tiges principales, présence de cataphylles) sur les composantes du rendement. Cinq expérimentations en stations ont été conduites sur deux sites au Bénin, de 2007 à 2009, pour constituer un jeu de données complet permettant la création d'un modèle graphique de type réseau bayésien.

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article soumis à la revue *Field Crop Research*; les co-auteurs sont J. Sierra^a, R. Tournebize^a, B. Gabrielle^b et F. I. Lewis^c. La première partie de l'article aborde la structure des relations de dépendance entre les variables explicatives et les composantes du rendement à l'aide d'un réseau bayésien. La deuxième partie quantifie la contribution de chaque variable en calculant l'ensemble des probabilités jointes. La présentation des deux parties sous forme d'un graphe acyclique orienté permet une représentation simple et complète d'une réalité complexe.

^a INRA, UR1321 ASTRO, Agrosystèmes Tropicaux

^b AgroParisTech, UMR1091 INRA AgroParisTech

^c Section of Epidemiology, VetSuisse Faculty, University of Zürich

Bayesian network modeling of early growth stages explains yam interplant yield variability in West Africa

Abstract

Yams (*Dioscorea* spp.) are neglected, yet important species mainly for resource-poor farmers of West Africa. The crop experiences early plant size hierarchy leading to reduced marketable yield. Yams, as other vegetatively propagated crops, have heavier planting material, liable to induce such interplant variability. This study identifies and compares for the first time the direct and indirect dependency between planting practices, early growth variables and yield components of the two main yam species, *D. rotundata* and *D. alata*.

Data set came from six trials carried out in Benin at two locations between 2007 and 2009. Additive Bayesian Network modeling was used for structure discovery; its directed acyclic graph offers an ideal background for discussing complex systems with lack of theoretical knowledge such as for yams.

Here we show that emergence date is the only direct cause of plant yield variability common to both species. For *D. rotundata* we observed a direct contribution of the cataphyll number to the plant tuber weight. These two results suggest the existence of some uncontrolled latent variables (i.e. physiological age and nutrient content of the seed-tuber). For *D. alata* the model did not show any effect of seed-tuber size, despite strong effect for *D. rotundata*. We suggest that traditional practices transposed from native *D. rotundata* may have led to oversize seed-tuber of *D. alata*. This study demonstrates a serious weakness in the traditional cropping systems concerning the uncontrolled and wide range of physiological age and reserves content in seed-tuber lots.

Keywords: Additive Bayesian network modeling, cataphyll, early growth, vegetatively propagated crops, yam (*Dioscorea* spp.), yield variability.

4.1. Introduction

Yams (*Dioscorea* spp.) belong to a C3 monocotyledonous genus grown for food, pharmaceutical products, and ornamental purposes (Ayensu 1972, Cornet *et al.* 2007). Food yams are grown for their underground tubers, which are an important source of carbohydrates in many regions of the world (Kennedy 2003, Asiedu and Sartie 2010). Projections showed that consumption of and demand for yams will increase rapidly, particularly in West Africa, leading to an even higher production growth rate for yam than for cassava (Scott *et al.* 2000). Of the ten economically important species, *Dioscorea rotundata* and *Dioscorea alata* are the two main ones. Although *D. rotundata* is the most cultivated species in West Africa where 90% of the world production is located, *D. alata* is the most ubiquitous yam species, grown from Japan to West Africa and throughout Central America (Orkwor *et al.* 1998). Despite its importance in food security and in household income, particularly for the resource-poor farmers of the planet, little is known about the plant and crop physiology (Kennedy 2003). While over the past 45 years the Web of Science® reference has nearly 500 000 publications for the single species of maize, it has 35 times fewer publications for the whole yam genus *Dioscorea* spp.

In a recent study, Cornet *et al.* (2014) highlighted the strong plant size hierarchy in the yam fields of West Africa and its adverse effects on total and marketable yield. In West African yam cropping systems, competition between neighboring plants is negligible. This absence of competition allowed the authors to study the crop yield variability at the individual plant scale. Cornet *et al.* (2014) pointed out the role of individual emergence date to explain part of this interplant variability and concluded that other complex interacting processes involved in early growth stages might play an important role. Unlike potatoes (*Solanum tuberosum*), yams do not benefit from a certified tuber seed production system allowing fast and uniform sprouting. Many factors may affect the timing of yam emergence and vigor. In the absence of quality seed tuber production, some of these factors are stochastic (i.e. physiological age and nutrient content of seed-tubers) while others can be managed or controlled: seed-tuber size, seed-tuber state (presprouted or not) and planting date (Ferguson 1973, Orkwor *et al.* 1998).

The objective of this study was to assess how early growth variables (until the appearance of the first true leaf) affect the plant yield formation of the two major yam species. Because of the number of variables involved in early growth stages and the complexity of the interactions, Bayesian network modeling was used for structure discovery and parameter learning (Heckerman *et al.* 1995, Korb and Nicholson 2004). Bayesian network analysis is a form of graphical modeling focused on structure discovery: determining an optimal statistical model, i.e. graphical structure,

directly from observed data. Whilst relatively uncommon in plant development studies, Bayesian network analysis is increasingly finding application in areas of biology, medicine, ecology or epidemiology (Porth *et al.* 2013, Ward 2013). Lewis and McCormick (2012) show that while multivariable regression seeks to identify covariates associated with some output variables (e.g. plant yield), Bayesian network analysis goes much further in also empirically separating these into those directly and indirectly dependent upon the output variable. Bayesian network has the potential to reveal far more about key features of biological complex systems than existing commonly used approaches (Lewis and McCormick 2012). Moreover, in Bayesian network modeling no attempt is made to reduce dimensionality (as in exploratory data analysis using principal components) which makes biological interpretation of results easier. Its probabilistic formalism provides a natural treatment for stochastic nature of biological systems and measurements (Needham *et al.* 2007).

The aims of this study were (i) to discover and quantify the structure of dependences amongst practices at planting (i.e. planting date, seed-tuber state and weight), early growth variables (i.e. emergence date, stem and cataphyll number) and plant yield components (i.e. tuber number and weight), (ii) to compare these Bayesian network models for the two major food yam species, and (iii) to discuss implications of these findings both for farmers and scientists.

4.2. Materials and methods

4.2.1. Experimental sites

The dataset used in this study came from six trials carried out between 2007 and 2009 at two locations: AfricaRice-Cotonou Station (Benin, 6°25 N, 2°19 E, 23 m asl) and Glazoué (Benin, 7°56 N, 2°15 E, 200 m asl). We used the two cultivars belonging to the main yam species *D. alata* ‘Florida’ and *D. rotundata* ‘Morokorou’. Morokorou is a traditional early-maturing variety originating from north Benin, producing 1-3 cylindrical tubers. Florida was introduced into West Africa from Puerto Rico in the early 1970s and produces two to five round tubers (Doumbia *et al.* 2004). The field experiments were both located in the forest-savannah transition zone. The climate is sub-equatorial with a bimodal rainfall pattern, falling mainly from March to July and from September to October. Administrative maps of Benin with the two locations, their soil characteristics and weather data are presented in **Figure 22**, **Figure 23** and **Tableau 1**.

All trials followed traditional planting systems used in West Africa. Small entire seed tubers were planted in mounds, without staking, at a density of 0.7 plants m⁻². The planting dates were February 20th, March 25th, and April 25th in 2007, 2009 and 2008 respectively. Each year seed-tubers were bought from one farmer, coming from the same field under the same climatic and cropping conditions. Fertilizer was applied at a rate of 60 kg N ha⁻¹, 30 kg P ha⁻¹ and 140 kg K ha⁻¹ one month after emergence. Additional N was applied two months after emergence as urea at a rate of 60 kg N ha⁻¹. Although the experiments in Glazoué were not irrigated, in Cotonou the crop was irrigated to field capacity at planting. Afterwards it was irrigated according to a water balance, and further supplementary irrigation (totaling between 80 to 110 mm depending on the cropping season) was applied to replace estimated evapotranspiration using overhead sprinklers (Marcos *et al.* 2009). The plants did not show any visual sign of water or nutritional stress. Weed control was done by hand approximately every two weeks. All experiments had a completely randomized design with yam species being the only treatment, with two levels (*D. rotundata* and *D. alata*), and using four replications of 25 plants per treatment.

4.2.2. Explanatory variables

Three categories of explanatory variable were defined: variables reflecting seed-tuber management practices at planting, variables describing plant early growth stage, and yield components (**Table 7**). All variables except seed-tuber state are continuous variables and a graphical presentation of their dispersion is presented in **Figure 28**. The statistical dispersion was characterized using the inter-quartile range (IQR), corresponding to the difference between the upper and lower quartiles. In this study early growth stage corresponds to the period between planting and the appearance of the first true leaf. Indeed in some yam species leaves at the first few nodes may be reduced to form a modified shield-shaped cataphylls (**Figure 29**). These cataphylls are thick, lack a distinct leaf lamina and are limited in aerial spread (Onwueme 1978). Because in true seedlings, yam vines develop without cataphylls (Okezie *et al.* 1986), we hypothesized that the number of nodes carrying cataphylls could be related to the availability of carbon and nutrients in the seed-tuber, and might therefore indicate the early nutritional status of the yam plantlet. These seed-tuber reserves depend on size and on C and nutrient content. This last variable is not available because it is not possible to analyze a particular seed-tuber and then plant it. Our specific objective in the current analysis was to investigate whether the number of nodes carrying cataphylls could provide some more information explaining yield components (i.e. not directly explained by planting date or seed-tuber weight). Besides the main experiment, we assessed the variability of reserves of the seed-tuber lot with a subsample of 25 seed-tubers of each species, randomly selected from the planting material of 2009, to measure dry matter, N, P and K content.

Table 7. Explanatory variables used to build the Bayesian model explaining plant yield.

Category	Variable	Description
Practices	Planting date	Planting date (Julian day)
	Seed-tuber state	State of the seed-tuber prior to planting (binary variable): presprouted (1) or not (0).
	Seed-tuber weight	Weight of the planted seed-tuber (g).
Early growth	Latency	Period between planting date and emergence date (number of days).
	Emergence date	Date of emergence (Julian day). Individual emergence was recorded when a tuber sprout emerged from the soil.
	Stem number	Number of main stem per mound.
	Cataphyll number	Number of nodes carrying cataphylls per mound.
	Cataphyll number per stem	Number of nodes carrying cataphylls divided by the number of main stem per mound.
Yield components	Tuber number	Tuber number per mound
	Tuber weight	Mean tuber fresh weight per mound (g plant ⁻¹).

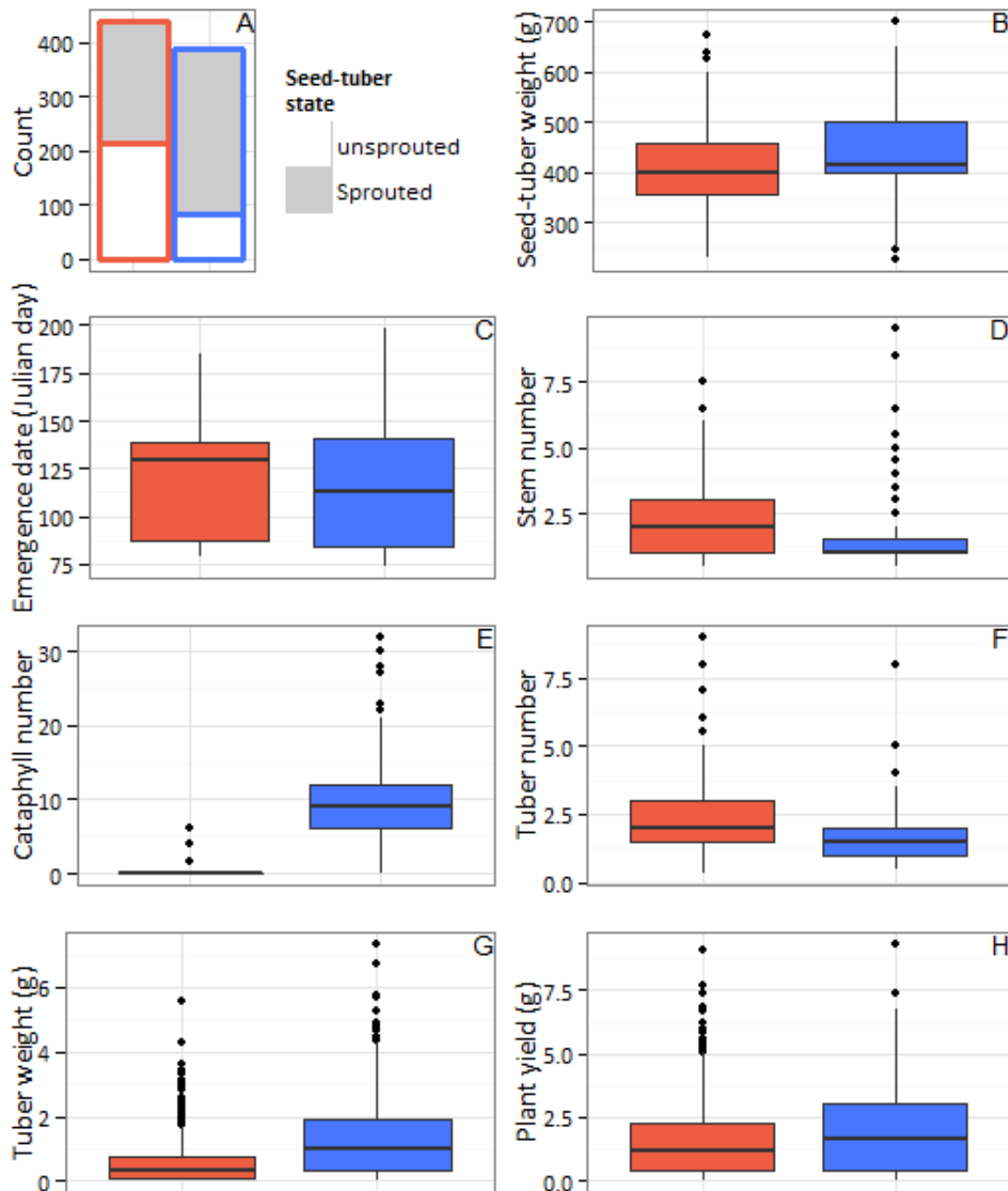


Figure 28. Graphical presentation of the dispersion of the main variables for *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue): (A) the count of sprouted and unsprouted seed-tubers, (B) the seed-tuber weight per mound, (C) the emergence date, (D) the number of main stems per mound, (E) the number of nodes carrying cataphyll per mound, (F) the number of tubers per mound, (G) the mean tuber fresh weight per mound, and (H) the plant fresh yield per mound. The colored box corresponds to the inter-quartile range (IQR). The upper and lower whisker extends from the box to the highest and lowest value that is within $1.5 \times \text{IQR}$. Data beyond the end of the whiskers are outliers and plotted as points.

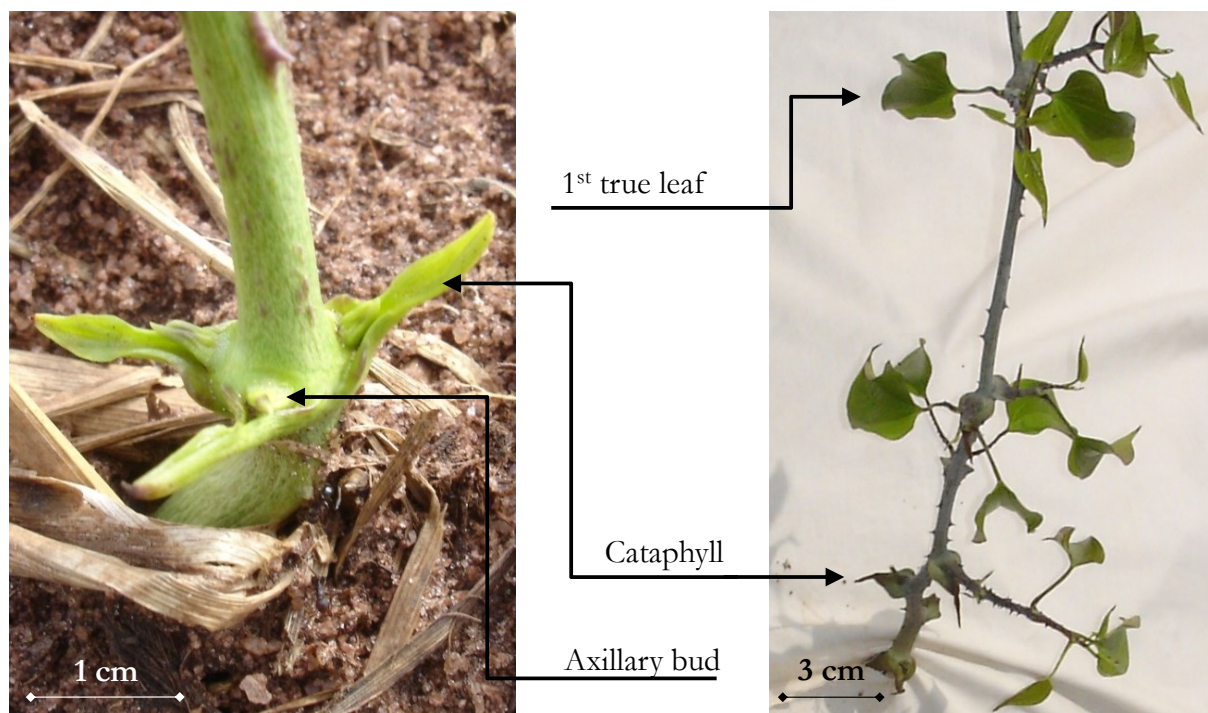


Figure 29. Morphology of yam (*D. rotundata*) early stage (from the planting date until appearance of the first true leaf).

4.2.3. Additive Bayesian network

The influence of emergence characteristics over plant yield is typical to multivariable regression modeling (Klmeke and Moll 1990, Rebetzke *et al.* 2007, Fayaud *et al.* 2014). By extending this approach to an analogous multivariate regression model, in which all variables are simultaneously considered as potentially mutually statistically dependent, substantially enhanced insight into the plant yield formation system under study may be gained (Lewis and Ward 2013). We sought to determine the globally optimal model for each yam species (i.e. a model with best goodness of fit to the observed data). These models describe formally the interrelationships between the explanatory variables and plant yield. The Bayesian network modeling approaches presented here are similar to those used by Lewis and McCormick (2012) using an additive Bayesian network. When the analytical task is to identify statistical dependencies with one or more response variables, the additive Bayesian network structure discovery approach is well suited. Bayesian network are graphical models comprising a set of conditionally independent generalized linear models combined in such a way as to be probabilistically coherent (i.e. no cycles in the graph) while maximizing fit to observed data. In these models, the goodness of fit (network score) and model parameters must be estimated numerically rather than analytically, using Laplace approximations at each node (Tierney and Kadane 1986).

All modeling was carried out in R, using the abn library (R Development Core Team 2013). Some dependence relationships between variables were banned from the structure discovery analysis to maintain a logical timeframe (e.g. planting date cannot be dependent on emergence date while the converse could be). Prior to model fitting, each variable was standardized to a mean of zero and standard deviation of one. This transformation had no effect on the identification of dependencies between variables.

4.2.4. Graphical representation

A Bayesian network can be represented visually by a directed acyclic graph, a set of nodes connected by directed links (arcs). The usual notation is to use squares for discrete nodes and circles for continuous nodes. Each node denotes a random variable and arcs define a given factorization of the joint probability distribution of all the random variables. For example, if X , Y and Z are three random variables then a directed acyclic graph with serial connection between nodes X , Y , Z (i.e. arc from X to Y , and from Y to Z) implies that $P(X,Y,Z)=P(X)P(Y|X)P(Z|Y)$. In structure discovery the objective is to identify that factorization which best represents the study data, i.e. to determine an optimal directed acyclic graph structure. In data analyses, once the joint probability structure is known then we have complete information, i.e. given this we can then directly estimate any desired parameter or variable effect. In a graphical model all variables in the same component (collection of connected arcs -ignoring direction) are jointly statistically dependent. This means that knowing the value of one variable in this component can potentially provide information about likely values of any other variable in this component. If a variable has no arcs, either emanating from it or terminating at it, then it is statistically independent. Arcs in a Bayesian network model only denote statistical dependency, unless otherwise stated. Causal dependency can only be asserted using obvious real interpretation (like logical timeframe binding variables) or expert knowledge.

4.2.5. Globally optimal model selection

In order to identify a globally optimal directed acyclic graph, an exact structure discovery approach was used (Koivisto and Sood 2004). The main purpose of Bayesian network structure discovery is to estimate the joint dependency structure of the random variables in the available data. It is assumed that all structures are equally supported in the absence of any data (an uninformative prior on structures) and so comparing Bayes factors collapses to comparing the

marginal likelihoods, which is done on a log scale. The log marginal likelihood (MacKay 1992), typically referred to as the network score, was used to compare all models. Uninformative parameter priors were used throughout, specifically Gaussian distributions with means of zero and variance of 1000 for the marginal mean effects in each individual multivariable regression. By using uninformative priors, the structure discovery process effectively commenced from a point equivalent to no prior knowledge. Specifying and justifying informative parameter priors is impractical for every combination of variables across every model under comparison (Firestone *et al.* 2013).

4.2.6. Adjustment for over-fitting

Once the globally optimal model has been identified then the next task is to check this model for over-fitting. In common with any model selection metric in multi-model selection, the marginal likelihood may identify structural features, which, if the study was repeated many times, would likely only be recovered in a tiny fraction of instances (Babak 2007). To correct for such over-fitting, a parametric bootstrapping approach can be used in Bayesian network modeling (Friedman *et al.* 1999). This is conceptually straightforward, although computationally intensive, as for each simulated (bootstrap) dataset we need to repeat the exact same model search as used with the original data. We take our chosen model - that identified by applying the exact structure discovery search to the study data - and then simulate datasets from this, the same size as the original observed data, and see how often the different structural features are recovered. These simulations were generated using the open source JAGS software (Plummer 2003) and the *rjags* library in R. We further remove all dependencies (arcs in the directed acyclic graph) which have insufficient statistical support to be considered robust, i.e. which were not recovered in at least a majority (50%) of the bootstrap results (Poon *et al.* 2007).

The result of the analyses is a statistically robust additive Bayesian network (henceforth called the final best directed acyclic graph) with the parameters in this model being exactly those in a standard multivariable logistic regression, except we now have many more of these i.e. a set for each variable (Firestone *et al.* 2013). The parameters have the usual interpretation as posterior marginal mean effects for each covariate. The effects of the various variables in our study were estimated, along with their posterior 95% confidence intervals.

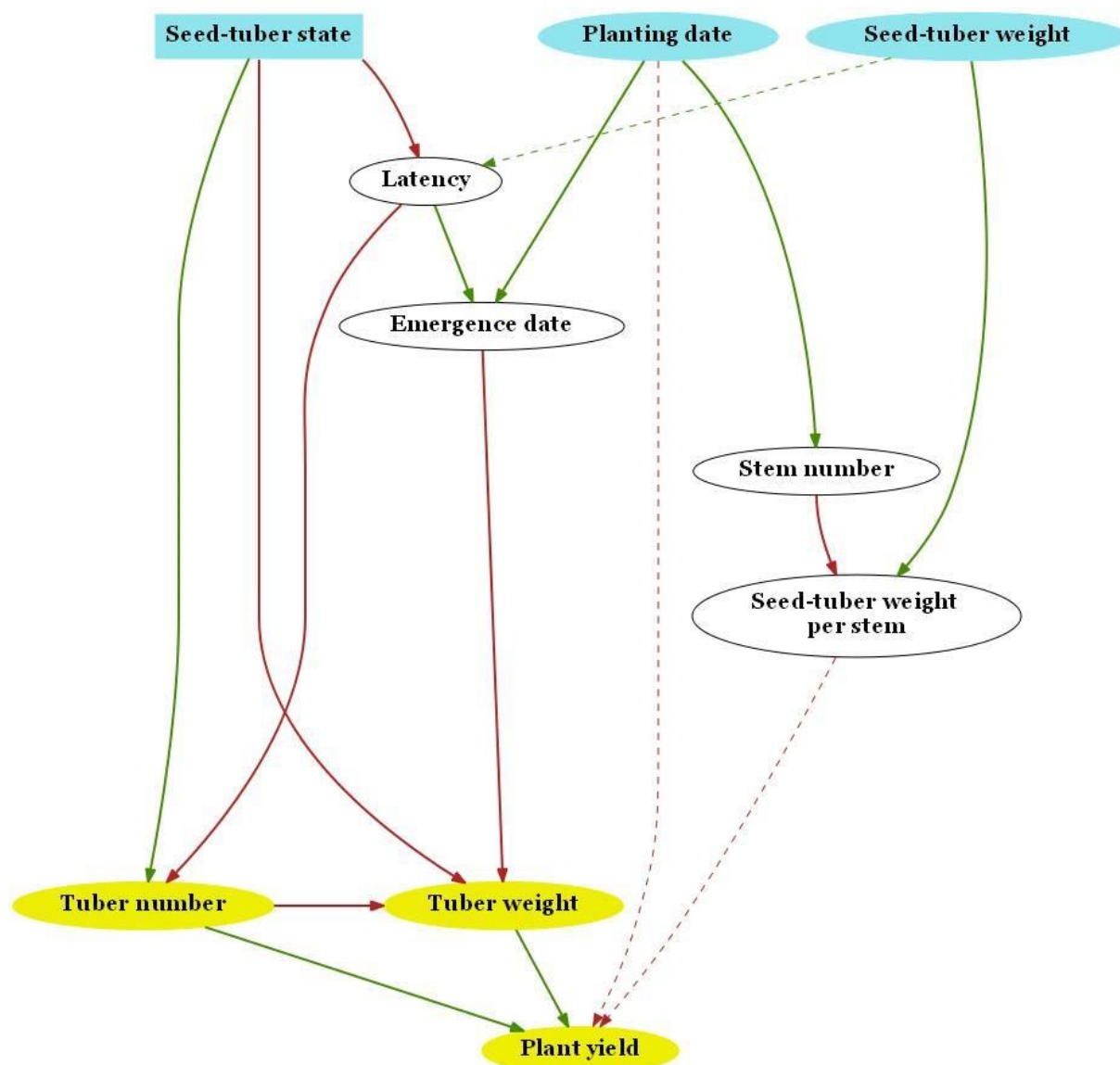


Figure 30. Directed acyclic graph of globally optimal multivariate regression model of *D. alata* early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. Red arcs indicate a negative relationship between two variables while green arcs denote a positive relationship. Dashed arcs represent arcs which were not recovered in at least 50% of the directed acyclic graphs based on the 10000 bootstrapping replicates.

4.3. Results

4.3.1. Additive Bayesian networks

The complete dataset comprised 439 observations for *D. alata* and 388 for *D. rotundata*. Because cataphyll occurrence in *D. alata* species was scarce (less than 2%), estimation of marginal posterior densities for *Cataphyll number* and *Cataphyll number per stem* were not possible. Indeed these estimations presuppose that the data contains sufficient information to accurately estimate the joint probability distribution of the variables in the data. Consequently, these last two variables were dropped from the directed acyclic graph structure discovery of *D. alata*. So the globally optimal model (i.e. the model with the maximum goodness of fit over all possible directed acyclic graphs structure) had a total of 10 nodes and 17 arcs for *D. alata* and 12 nodes and 18 arcs for *D. rotundata* (**Figure 30**). Ten thousand bootstrap datasets were generated and fitted using an identical exact model search. Pruning off all arcs from our two globally optimal directed acyclic graphs which were not recovered in at least 50% of the directed acyclic graphs based on the bootstrapping resulted in the removal of 3 arcs for *D. alata* (**Figure 30**, **Figure 31**).

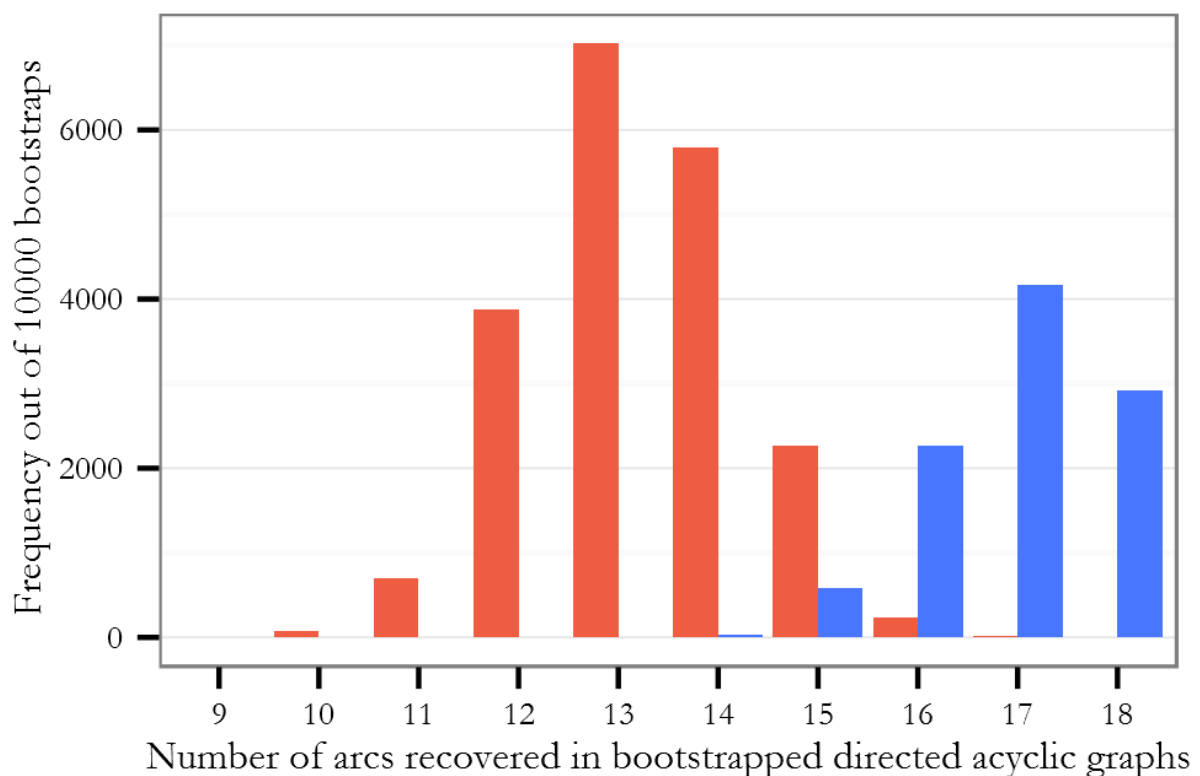


Figure 31. Number of arcs recovered in 10000 bootstrapping replicates for *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue).

The final best directed acyclic graphs for *D. alata* and *D. rotundata* comprised 14 and 18 arcs respectively, with log marginal likelihoods of -4259 and $-3\,631$ (**Figure 32**, **Figure 33** and **Figure 34**). In these directed acyclic graphs, white nodes belong to the category of variables linked to practices at planting, black nodes belong to variables of plant yield components and grey nodes belong to variables linked to the plant's early growth. Dashed arcs indicate a negative relationship between two variables while solid arcs denote a positive relationship. Each arc is labelled with the standardized marginal posterior median and the frequency at which each arc was recovered in bootstrapping in brackets. The standardized median is the effect size indicator and gives indications on the direction (positive or negative) and the strength of the dependency between the two variables linked by the arc. The frequency at which each arc was recovered in the bootstrapping gives us the level of directional support between two variables (the maximum value possible being 10000: 100% support). All the selected variables used in both models were justified using log marginal likelihood and bootstrapping. They showed at least one dependency (**Figure 33**, **Figure 34**).

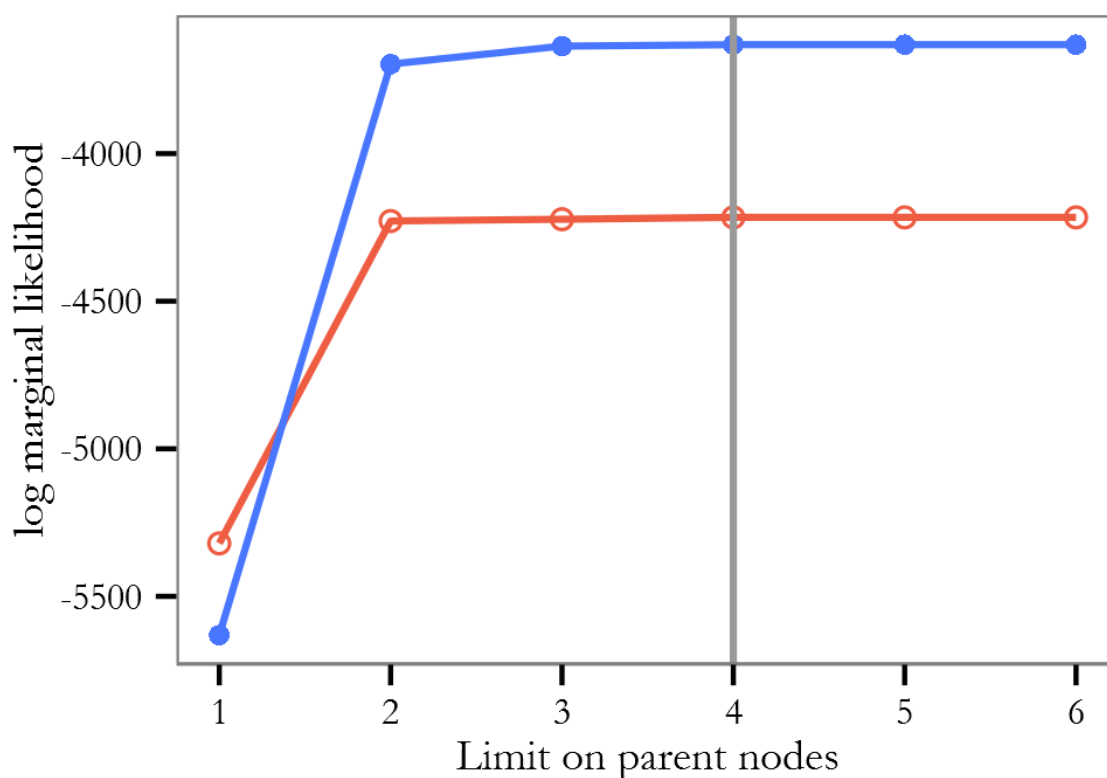


Figure 32. Comparison of goodness of fit for different parent limits for *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue).

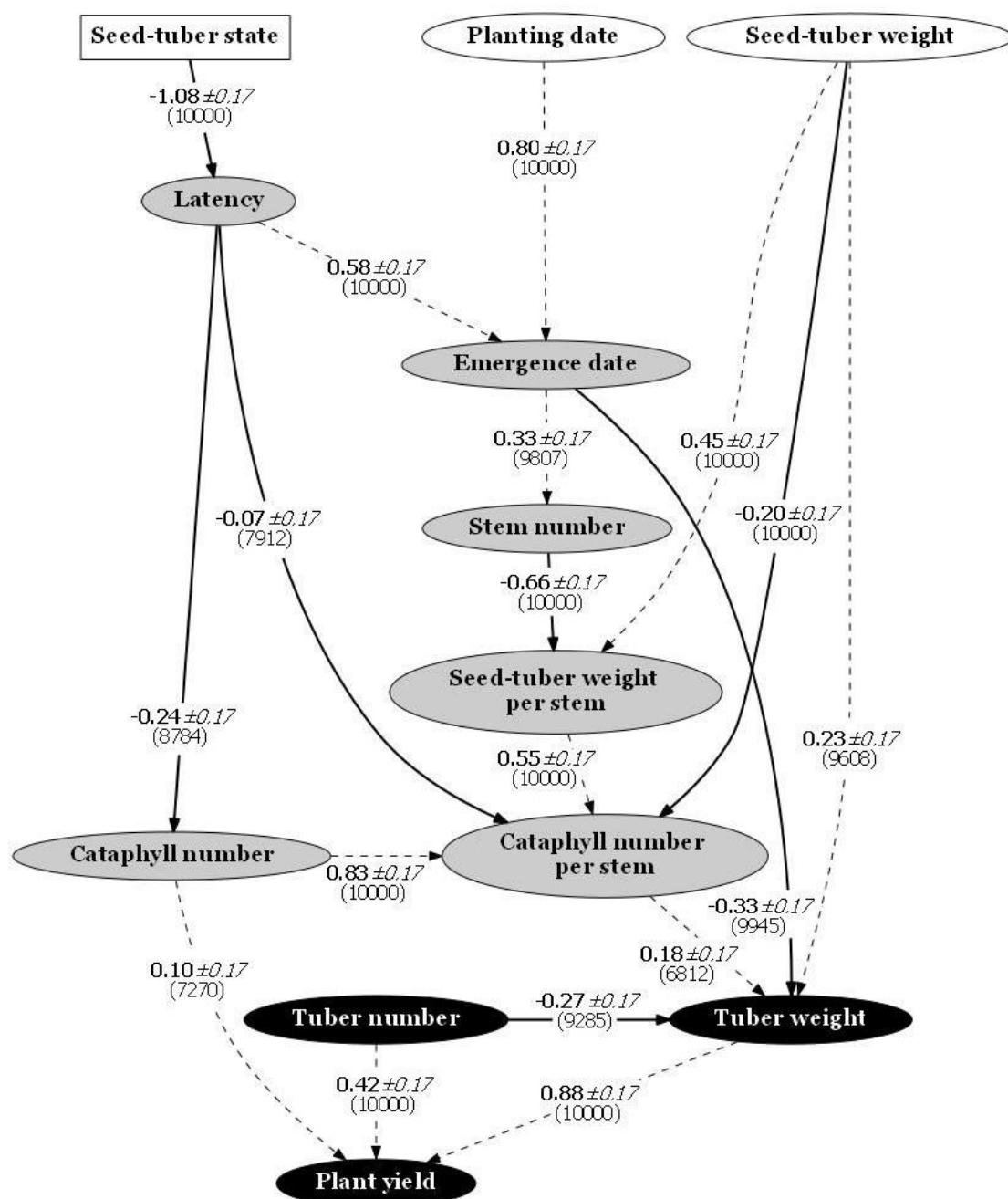


Figure 33. Directed acyclic graph of final best multivariate regression model of *D. rotundata* early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. White nodes belong to the category of variables linked to practices at planting, black nodes belong to variables of plant yield components and grey nodes belong to variables linked to the plant's early growth. Dashed arcs indicate a negative relationship between two variables while solid arcs denote a positive relationship. Arcs are labelled with the standardized median marginal posterior density and the frequency at which each arc was recovered in bootstrapping in brackets.

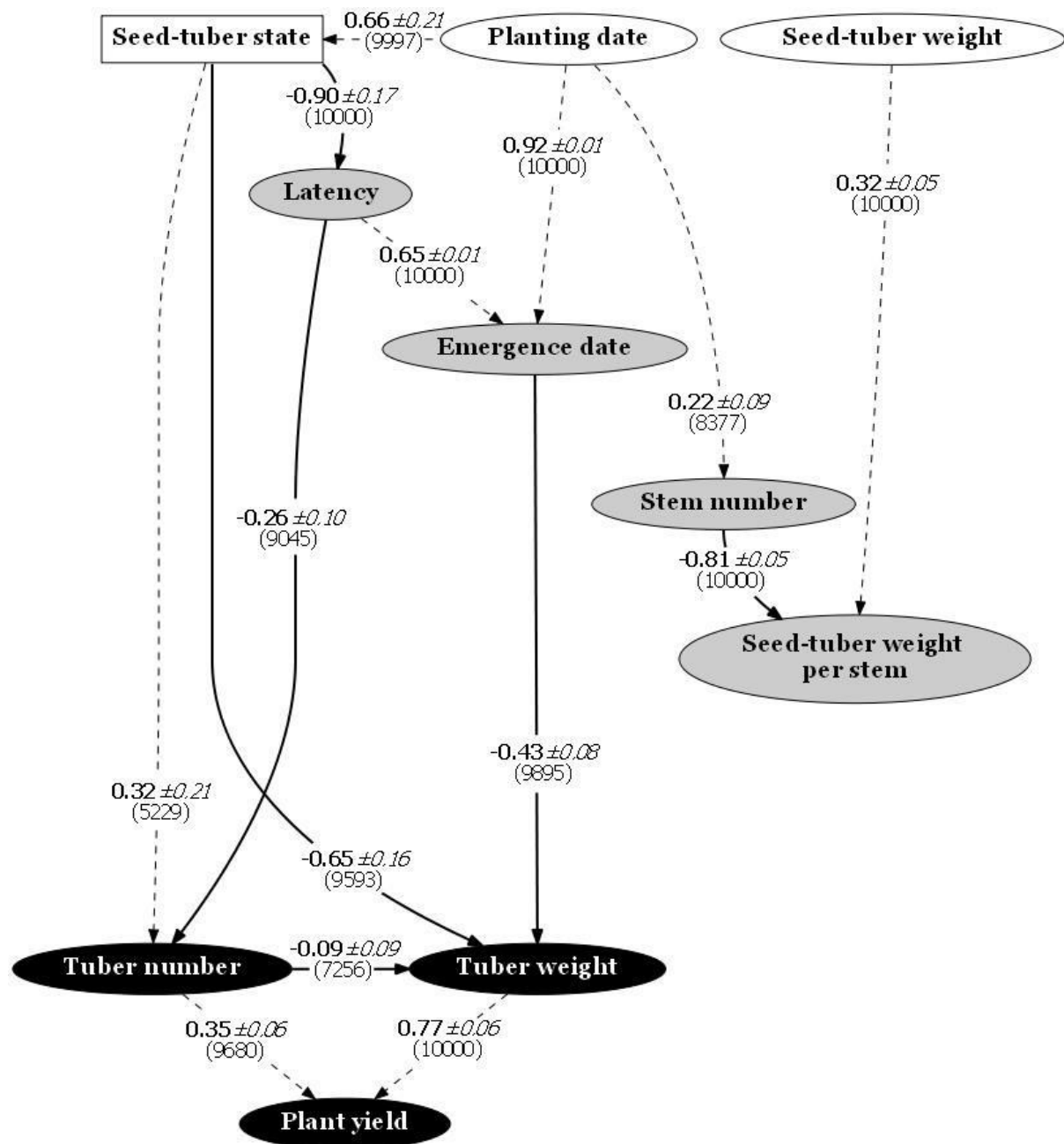


Figure 34. Directed acyclic graph of final best multivariate regression model of *D. alata* early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. White nodes belong to the category of variables linked to practices at planting, black nodes belong to variables of plant yield components and grey nodes belong to variables linked to the plant's early growth. Dashed arcs indicate a negative relationship between two variables while solid arcs denote a positive relationship. Arcs are labelled with the standardized median marginal posterior density and the frequency at which each arc was recovered in bootstrapping in brackets.

The statistical confidence attributable to each dependency is given by its 95% confident interval (CI); that is, the intervals containing the true value of the effect of one variable upon another with a probability of 95% (**Figure 35**). All of the effect parameters have 95% CI which do not pass through the origin (**Figure 35; Table 8**). These would therefore typically be considered as having a strong degree of statistical support.

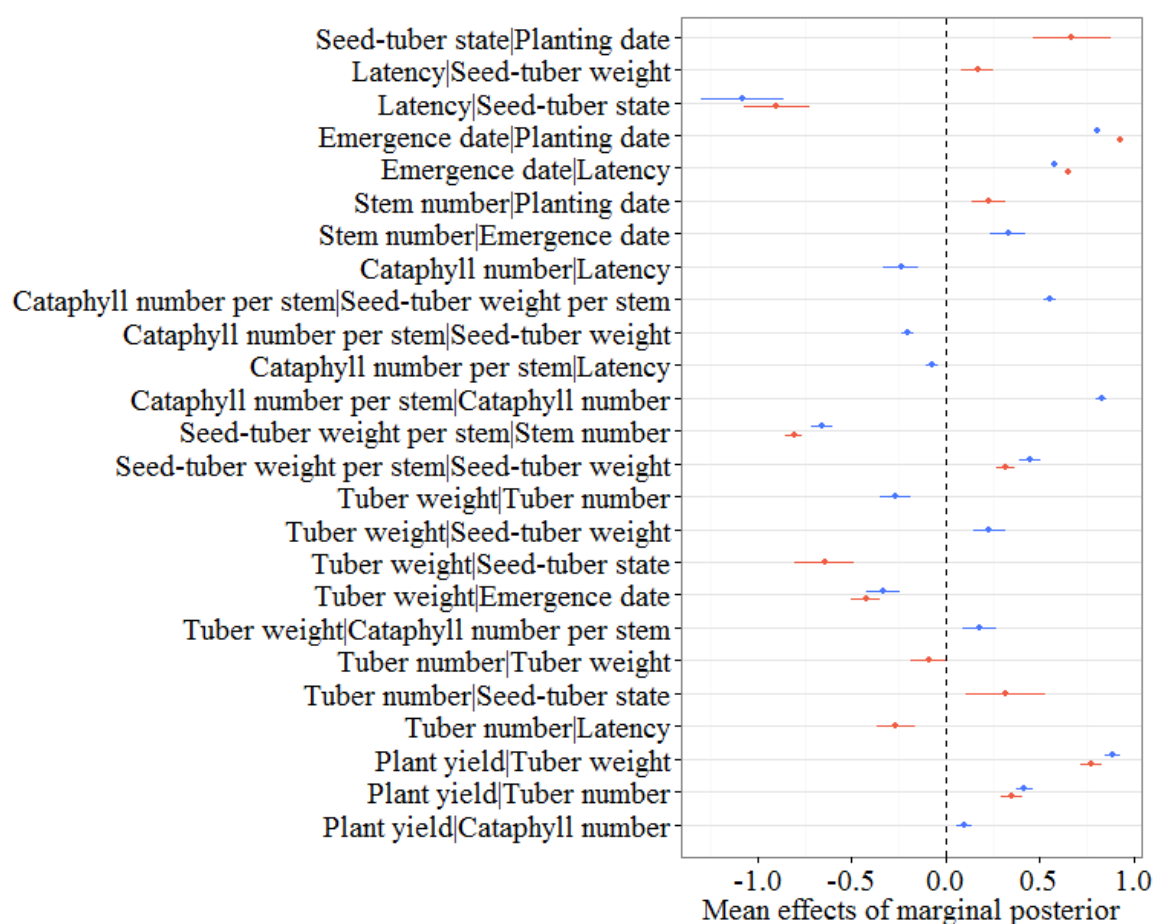


Figure 35. Forest plot of the median effect (dot) of the distribution of the marginal posterior for *D. rotundata* (blue) and *D. alata* (red). Quantile-based 95% probability intervals are given using horizontal lines.

Table 8. Marginal posterior quantiles for each effect parameter (precision and intercept terms not shown) in the final best model associating early growth variables with yield components of *D. alata* and *D. rotundata*.

Species	Parameter	2.5%	0.50	97.5%
<i>D. alata</i>	Seed-tuber state Planting date	0.66	0.46	0.87
	Latency Seed-tuber state	-0.90	-1.07	-0.73
	Latency Seed-tuber weight	0.17	0.08	0.26
	Emergence date Latency	0.65	0.64	0.65
	Emergence date Planting date	0.92	0.92	0.93
	Stem number Planting date	0.22	0.13	0.31
	Seed-tuber weight per stem Seed-tuber weight	0.32	0.27	0.36
	Seed-tuber weight per stem Stem number	-0.81	-0.85	-0.76
	Tuber number Latency	-0.26	-0.37	-0.16
	Tuber number Seed-tuber state	0.32	0.11	0.53
	Tuber number Tuber weight	-0.09	-0.18	0.00
	Tuber weight Emergence date	-0.43	-0.51	-0.35
	Tuber weight Seed-tuber state	-0.65	-0.81	-0.49
	Plant yield Tuber number	0.35	0.29	0.41
	Plant yield Tuber weight	0.77	0.71	0.83
<i>D. rotundata</i>	Latency Seed-tuber state	-1.08	-1.30	-0.86
	Emergence date Latency	0.58	0.58	0.58
	Emergence date Planting date	0.80	0.80	0.80
	Cataphyll number per stem Cataphyll number	0.83	0.80	0.86
	Cataphyll number per stem Latency	-0.07	-0.10	-0.04
	Cataphyll number per stem Seed-tuber weight	-0.20	-0.24	-0.17
	Cataphyll number per stem Seed-tuber weight per stem	0.55	0.52	0.59
	Cataphyll number Latency	-0.24	-0.34	-0.14
	Stem number Emergence date	0.33	0.24	0.43
	Seed-tuber weight per stem Seed-tuber weight	0.45	0.39	0.50
	Seed-tuber weight per stem Stem number	-0.66	-0.72	-0.60
	Tuber weight Cataphyll number per stem	0.18	0.09	0.27
	Tuber weight Emergence date	-0.33	-0.43	-0.24
	Tuber weight Seed-tuber weight	0.23	0.14	0.31
	Tuber weight Tuber number	-0.27	-0.35	-0.19
	Plant yield Cataphyll number	0.10	0.05	0.14
	Plant yield Tuber number	0.42	0.38	0.46
	Plant yield Tuber weight	0.88	0.84	0.93

4.3.2. Emergence and early growth

Results of the analysis of the dry matter and nutrient content confirmed that dry matter and nutrient content were highly variable within the seed-tuber lot (**Figure 36**). Nutrient content of *D. rotundata* seed-tuber was always higher but also more variable than that of *D. alata*.

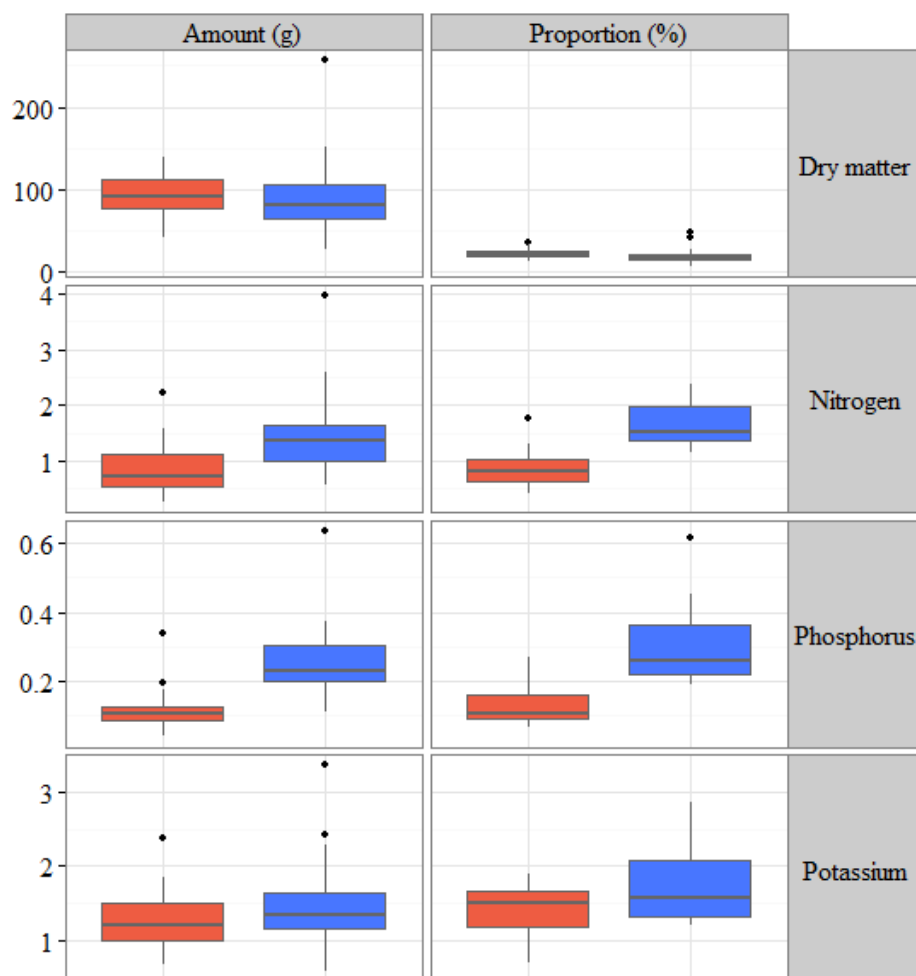


Figure 36. Reserves content in seed-tubers of *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue). The proportion (%) corresponds to the percentage of dry matter on a fresh weight basis and to the percentage of nitrogen, phosphorus and potassium on a dry weight basis respectively. The filled box corresponds to the inter-quartile range (IQR). The upper and lower whisker extends from the box to the highest and lowest value that is within 1.5 * IQR. Data beyond the end of the whiskers are outliers and plotted as points.

For both species, the chain of events leading to emergence showed the following logical pattern: presprouted tubers had shorter latency which, with an early planting, allowed early emergence. For *D. rotundata* the cataphyll number depended on the length of the latency phase (**Figure 33, Figure 34**). For *D. alata*, the tuber state was dependent on the planting date: despite large 95% probability intervals (**Figure 35**), late planting showed more presprouted seed-tubers. Thereafter, the stem number depended upon emergence date for *D. rotundata* and upon planting date for *D. alata*. The stem number and seed-tuber weight determined the seed-tuber weight per stem of both species. While the seed-tuber weight per stem of *D. alata* did not influence any other variable, for *D. rotundata* it determined the cataphyll number per stem, together with seed-tuber weight, latency and cataphyll number.

4.3.3. Plant yield components

The multivariable models provide statistical evidence that for both species, the emergence date and the tuber number were directly dependent on the tuber weight (**Figure 33, Figure 34**). The more the tuber number and the later the emergence date, the lower the plant tuber weight. In **Figure 33**, the multivariate model provides evidence that additionally the seed-tuber weight and the cataphyll number per stem were also directly dependent on the tuber weight, and therefore it was also obviously in the Markov blanket (i.e. the set of nodes composed of the observed node's ascendants, its descendants, and its descendants' other ascendants) of the plant tuber weight of *D. rotundata*. This then suggests that cataphyll number per stem and seed-tuber weight should be included along with these other variables for further investigation into their potential biological significance for controlling plant tuber weight. Similarly, *D. alata* also had an additional variable to the common set of ascendants, i.e. seed-tuber state (**Figure 34**).

For *D. rotundata*, the tuber number did not show any ascendant, while for *D. alata*, it was dependent on seed-tuber state directly and indirectly through latency. Final plant yield of both species depended on tuber number and tuber weight. For *D. rotundata* the cataphyll number also had a direct effect on plant yield.

4.4. Discussion

Given the intrinsic property of directionality in Bayesian networks (Friedman *et al.* 2003), the directed acyclic graphs presented a general framework allowing for (i) some new insight into the biological framework of emergence patterns leading to yield formation of yams, (ii) the identification of opportunities for improvement and action priorities that will lead to improved yam cropping practices in West Africa, and (iii) consideration of the agronomic importance of yam seed-tuber quality.

4.4.1. Biological framework

Directed acyclic graphs offer a way of studying the influence of cultural practices and early plant growth on plant yield formation. This kind of systemic analysis is scarce in plant development yet it enables us to tackle complex systems with lack of expert knowledge, which is typically the case with yams. Both directed acyclic graphs confirmed the importance of planting practices and early growth on yield formation. Such a strong influence is in contrast with what is known about other tuberous crops such as potatoes. In fact the size range of the seed-tuber is also much wider for yams than for potato: between 200 and 1000 g depending on available planting material, while it is more homogenous and much smaller (around 50g) for potato seed-tubers (Orkwor *et al.* 1998, Van Ittersum 1992).

The emergence date is directly dependent on the planting date and latency. Given our effect size indicator (i.e. standardized median posterior), these dependencies were strong and positive. The later the planting date and the longer the latency, the later the emergence date. But for *D. alata* the directed acyclic graph allowed us to understand and quantify a more complex situation. Indeed, the planting date also had an indirect effect on emergence date through the seed-tuber state. Later planting increased the number of presprouted tubers and thus decreased the latency. Thereafter, this shorter latency resulted in an earlier emergence date. Thus, until breaking of seed-tuber dormancy, the planting date had a single direct and positive effect on emergence date. Afterwards, planting date may have opposing direct and indirect effects that may lead to counter-intuitive results. For the descendent variables, the directed acyclic graph showed us that emergence date is the only direct cause of plant tuber weight variability common to both species. This is in accordance with previous studies (Cornet *et al.* 2014, Marcos *et al.* 2011). But the directed acyclic graph highlights the direct effect of emergence rather than planting date. This means that, for a given planting date, the unevenly emerging stand still influenced the plant tuber

weight. Given its influence on yield and yield variability in the field, this demonstrates a serious weakness in the traditional cropping systems in West Africa, namely the uncontrolled and wide range of physiological age in seed-tuber lots.

For *D. rotundata*, emergence date also exhibited some complex indirect effects on plant tuber weight: the later the emergence, the larger the number of main stems, the less the seed-tuber reserves per stem, the less the cataphyll number per stem and finally the less the plant tuber weight. This last direct contribution of the cataphyll number to the plant tuber weight and yield is a novel result that questions the emergence functional morphology of *D. rotundata*. As for cassava (*Manihot esculenta*), emergence functional morphology is the result of selection and can be better understood by looking at wild relatives (Pujol *et al.* 2005). The *D. rotundata*'s wild relatives (*D. prahensis*) originated from forested zones of West and Central Africa where, once initiated, the shoot must grow through a poorly illuminated understory (Di Giusto *et al.* 2001). Thus, cataphylls provide a source of buds without placing a high respiration load on the seedling which would result if a lamina developed (Wright *et al.* 2000). The number of nodes carrying cataphylls is thus dependent on the seed-tuber reserve, i.e. the seed-tuber size but also seed-tuber content (carbohydrates and mineral nutrients). This seed-tuber content varied within a seed-tuber lot, even between equally sized seed-tubers (**Figure 36**). In the model, the cataphyll number could thus represent the nutritional status of the plantlet related to the seed-tuber reserve unexplained by seed-tuber weight. As the plants develop the cataphylls could be an indicator of the quantity and the time of seed-tuber reserve utilization by the plant. Applications of this relationship are not only of interest in functional morphology but could also find useful applications as an indicator for phenotyping early growth vigor or as an indicator of the end point of early plant growth (Hanley *et al.* 2004).

4.4.2. Agronomical opportunities for improvement and action priorities

Seed-tuber weight influenced plant tuber weight for *D. rotundata* but not for *D. alata*, which does not agree with the results reported by Njoku *et al.* (1984). Ferguson (1973) showed an asymptotic response of *D. alata* to seed-tuber size from 80 up to 250 g while Kayode (1984) showed that seed-tubers larger than 400 g could be used for maximum *D. rotundata* tuber yield. In fact *D. alata* is native from south-east Asia and was introduced later into West Africa (Doumbia 2004). It seems that traditional practices transferred from *D. rotundata* may have led to oversized *D. alata* seed-tubers. For instance, in the Caribbean, *D. alata* is planted using much smaller seed-tubers

(i.e. 100g; Marcos *et al.* 2011). In order to avoid wastage, it could be necessary to look for the optimum seed-tuber size for *D. alata* in West Africa.

As to the influence of the seed-tuber state on plant yield component, it seems that delayed planting (i.e. after seed-tuber sprouting) might drastically decrease marketable yield. Indeed, presprouted seed-tubers of *D. alata* caused an increase in tuber number and a decrease in tuber weight. Yam prices on West African markets are based on tuber size, bigger tubers attracting a higher price (Orkwor *et al.* 1998). On the other hand, the farmers' seed-tuber stock could be profitably managed on the basis of seed-tuber state. Farmers could use unsprouted seed-tubers for ware yam production. Keeping the presprouted ones for seed-tuber production could enable farmers to produce more and smaller tubers for next year's planting.

4.4.3. Importance of seed-tuber quality for yam production

One novelty associated with this study lies in the use of a Bayesian network to represent complex systems to non-experts in a way that facilitates automated analysis. The importance of a better control of the seed tuber quality comes out of this discussion. This is obvious both for the explanatory variables like seed-tuber weight and the uncontrolled latent variables such as physiological age and seed-tuber content. The need to develop seed-yam systems in West Africa is currently well understood and tackled by donors and international development agencies (WECARD 2011, DFID 2014, IITA 2014). Although most projects focus on clean (healthy) seed yam production, directed acyclic graph's representation of the consequences of using uncontrolled planting material clearly supports clean yam seed-tubers but also good quality ones (i.e. calibrated, uniform in terms of physiological age and nutrient content).

Cornet *et al.* (2014) claimed that until we have a more effective production system of quality seed-tubers, cohorts could be a suitable experimental unit for analyzing processes in yam field populations. A cohort can be defined as a group of individuals at the same phenological stage (Deaton and Winebrake 2000). They advised building cohorts based on emergence date. Based on our results we advise refining the yam cohort concept by grouping plants based on their belonging to similar categories of emergence date and cataphyll number.

4.5. Conclusions

One novelty associated with this study lies in the use of a Bayesian network to represent complex systems to non-experts in a way that facilitates automated analysis. Directed acyclic graphs offer a way of studying the dependency between cultural practices, early plant growth variables and plant yield components. This kind of systemic analysis is scarce in plant science. All the selected variables used in both models were statistically justified and could be considered as having a strong degree of statistical support. The directed acyclic graphs present a general framework allowing for both, new insight into the yams biological framework, and the identification of opportunities for cropping system improvements.

For *D. rotundata*, the direct contribution of the cataphyll number to the plant tuber weight and yield is a novel result that questions the emergence functional morphology. Cataphyll number could be an indicator of the quantity of seed-tuber reserve and the timing of its utilization by the plant. Applications of this relationship are not only of interest in functional morphology but could also find useful applications in other discipline (e.g. phenotyping).

For *D. alata* the model did not show any effect of seed-tuber size. It is suggested that traditional practices transposed from native *D. rotundata* may have led to oversize seed-tuber of *D. alata* and that reducing seed-tuber size may lead to less wastage. We demonstrate the influence of seed-tuber state of *D. alata* on yield components, directly and indirectly through latency. This relationship explains why delayed planting (i.e. after seed-tuber sprouting) might drastically decrease marketable yield and also provides some reflective backing to improve the farmers' seed-tuber stock management.

Both directed acyclic graphs confirmed the influence of planting practices and early growth on yam (*Dioscorea* spp.) yield formation in West Africa. Given the influence of early growth on plant yield variability, this study demonstrates a serious weakness in the traditional cropping systems (i.e. the uncontrolled and wide range of physiological age and reserves content in seed-tuber lots), and highlights the importance of a better control of the seed tuber quality.

Acknowledgments

We thank M. Sodanhoun, C. Adiba, D. Damissi and J. Lawson for field assistance, Dr R. Bonhomme for helpful comments on the manuscript, and A. Scaife for the English editing.

This paper is in memoriam of Betrand Ney (1956–2013).

Chapitre 5

Mise au point de modèles allométriques permettant l'estimation de la croissance végétative des ignames

*La science est un jeu,
dont la règle du jeu consiste à trouver quelle est la règle du jeu.*

François Cavanna

Le chapitre 5 est consacré à la mise au point d'une méthode indirecte permettant l'estimation de la surface foliaire. En effet, sa mesure à l'aide d'un planimètre, matériel coûteux et spécialisé, n'a été possible qu'à Cotonou en 2008 et 2009. Pour les autres expérimentations, elle a dû être estimée indirectement en fonction de la biomasse sèche de feuilles. Cette mise au point méthodologique est d'autant plus importante sur igname, qu'il n'existe aucune relation allométrique publiée permettant une estimation fiable des paramètres clés utilisés dans les analyses de croissance. En outre, la relation établie entre la biomasse de feuilles et la surface foliaire nous a permis par la suite de calibrer le modèle développé au Chapitre 6. Cette partie fait l'objet d'un article publié dans *Agronomy Journal* (n°107, p. 241-248). Les co-auteurs sont J. Sierra^a et R. Tournebize^a.

Nous proposons dans ce chapitre à la fois (i) un modèle linéaire spécifique à chaque espèce, permettant l'estimation de la surface foliaire à partir de la biomasse sèche en feuilles, et (ii) un modèle allométrique commun aux deux espèces d'igname permettant l'estimation non destructive de la surface foliaire, à l'échelle de la feuille, à partir de mesures linéaires de son limbe.

Assessing allometric models to predict vegetative growth of yams in different environments

Abstract

Yams are neglected crops, mostly grown in West Africa by resource-poor farmers. Little is known about the physiology of the crop and researchers lack practical and efficient tools to conduct growth analysis. The objective of this study was to develop allometric models able to predict yam leaf area and leaf and stem dry mass with acceptable accuracy. The models were calibrated using a dataset comprising 10 cultivars belonging to the two main species (*Dioscorea alata* and *D. rotundata*) grown at two locations in Guadeloupe (Lesser Antilles) and two locations in Benin (West Africa). The best models were selected based on Akaike Information Criteria and validated against independent data sets. A power regression was best for predicting leaf area from leaf measurements while linear relationships were sufficient to predict the relationship between crop leaf area and leaf and stem mass. The use of species-specific models for the estimation of leaf and stem mass significantly improved the models' performance. Models predicting yam leaf area and leaf mass proved to be reliable and accurate (no significant deviation and adjusted $R^2 > 0.95$). For stem mass, overestimation always occurred during validation (+9%). To overcome this discrepancy a methodology was proposed that allows the user to calibrate the model by tailoring the sampling size in order to obtain the required precision. The use of the selected models provides a nondestructive and reliable alternative to estimate leaf area and leaf and stem biomass for different cultivars and sites.

Keywords: allometry; yam; *Dioscorea* spp.; non-destructive leaf area estimation; dry mass; model selection

5.1. Introduction

Yams (*Dioscorea* spp.) are grown throughout the tropical parts of the world and are important staple crops in at least ten countries (ranging from Nigeria to Jamaica and the Solomon Islands) accounting for 155 million consumers (FAOSTAT 2014). Despite their economic value, research on yams is still scarce (Varshney *et al.* 2012) and there is little literature available on the crop's physiology (Onwueme and Haverkort 1991, Marcos *et al.* 2011). In order to address this lack of knowledge, there is a clear need for practical methods allowing basic growth analysis. An essential aspect of crop growth analysis lies in the accurate and nondestructive estimation of key variables such as leaf area or crop biomass (Normand and Lauri 2012). To perform such estimations, modern equipment (e.g. hand scanners or laser optic apparatus) may be expensive and too complex for basic and simple studies. Moreover, 85% of world yam production is in rural areas of West Africa, where modern facilities and instruments may be unavailable, yet simple practical tools and methods may suffice for researchers. The use of predictive allometric models allows this difficulty to be circumvented by quantifying statistical relationships between key variables and some easily measured predictors (Niklas 2004).

Estimation of leaf area is a key part of classical growth analysis and is necessary in many plant physiological studies (Sestak *et al.* 1971). Models for the nondestructive estimation of leaf area are useful tools for researchers in agronomic experiments. The linear measurement method allows the leaf area to be estimated without disturbing the growth of the plant (Sestak *et al.* 1971). This simple, non-destructive and accurate method is based on linear regressions of leaf area on various leaf measurements. For heart-shaped leaves, the most frequently used measurements are leaf maximum length, leaf maximum width, midrib length, or their combination (Sinoquet and Andrieu 1993). Although simple methods exist for estimating leaf area of some common crops (Kandiannan *et al.* 2002, Lu *et al.* 2004, Pompelli *et al.* 2012), only fragmentary studies are reported for yam (Gumbs and Fergusson 1976, Ravi and Chowdhury 1989, George 1992). Unfortunately, these published reports on yams fail to show that any one specific approach for deriving leaf area is adequate across cultivars and environmental conditions. Moreover, sometimes the adequacy of the model's assumptions for estimating leaf area has not been carefully examined (e.g. there may be no validation step).

Predictive models for estimating key variables at the crop level have been developed for agronomic or ecological purposes (Muller *et al.* 2000, Shipley and Meziane 2002, McCarthy and Enquist 2007). Some relate the leaf area to the leaf biomass through the specific leaf area while others investigate allometric biomass partitioning. These classical allometric models differ from

the models at the level of the leaf because they integrate all the growth processes of the plant (Normand and Lauri 2012) and are thus often less accurate.

The objective of this study was to develop predictive models to estimate leaf area and leaf and stem mass of 10 cultivars belonging to the two main yam species (*D. alata* and *D. rotundata*). This study focuses on two levels: the individual leaf and the whole crop. At the level of the individual leaf this study evaluates the currently-used models and proposes a reliable and accurate model using non-destructive linear measurements for the estimation of the leaf area of yams. At the crop level this study links the stem and leaf mass to the leaf area of the crop.

5.2. Materials and Methods

5.2.1. Data collection

Ten data sets from field experiments with a wide range of cultivars and cultural practices (Table 9) were selected. The experiments were carried out in Guadeloupe (Lesser Antilles) at the INRA Experimental Stations of Duclos (16°12' N, 61°39' W, 250m asl) and Godet (16°24'N, 61°29'W, 30 m asl) and in Benin (West Africa) at the IITA Experimental Stations of Cotonou (6°25' N, 2°19' E, 23 m asl) and Glazoué (7°56' N, 2°15' E, 200 m asl). Each field experiment consisted of 300–550 plants.

At the crop level, plants were sampled from an area of 1.5–3 m² every two to three weeks from vine emergence to the beginning of tuber growth (approximately 110 days) in order to measure leaf and stem biomass and crop leaf area index. There were four replicates of 1 to 4 plants at each sampling date, depending on plant density. Crop leaf area was measured with a planimeter (Li-Cor model 3100, LI-COR Inc., Lincoln, NE) and expressed as the area of leaves (m²) per m² of ground. Leaf biomass (LM in g m⁻²) and stem biomass (SM in g m⁻²) were determined after drying the material at 70 °C. In order to study the allometric relationships between crop leaf area and leaf or stem dry mass, field experiments were divided into two groups: experiments 1 to 6 (520 samples) were used to select models and estimate their parameters, while experiments 7 to 10 were used to test the chosen models (259 samples). All cultivars belonged to the two main species (i.e. Florido, Belep, Oriental, Kinabayo, Boutou and Plimbite for *D. alata* and Kpouna, Morokorou, Gnidou and Kokoro for *D. rotundata*).

At the individual leaf level, samples were collected in 2001, 2004 and 2007 (**Table 9**) to study the relationship between linear measurements of leaf blade and leaf area. All samples consisted of at least 40 leaves collected randomly from different positions on the vine. All cultivars had heart-shaped leaves on which maximum length (L in cm), maximum width (W in cm) and midrib length (M in cm) were measured. Afterwards, individual leaf area (A in cm²) was measured with a planimeter. Samples from 2001 and 2007 were used for model calibration and investigation on the effects of site and cultivar (456 samples) while samples from 2004 were used for model validation (354 samples).

Table 9. Experiment characteristics of each data set used in this study.

Data set	Year	Site	Cultivar	Plant density (plants m ⁻²)	Irrigation	Mineral fertilization (kg ha ⁻¹)			Soil type ¹	Mean temperature (°C)	Cumulated rainfall (mm year ⁻¹)	Refs
						N	P	K				
<i>Calibration data set</i>												
1 ²	2001	Duclos	Be, Ki, Or, Bo ³	1.56	yes	110	80	150	ferralsol	25.8	4329	Patetsos 2001
2 ²	2001	Godet	Be, Ki, Or, Bo	1.56	yes	110	80	150	ferralsol	26.8	2164	Patetsos 2001
3	2006	Cotonou	Fl, Gn	0.11	no	80	13	132	arenosols	27.0	1060	Cornet <i>et al.</i> 2014
4	2007	Cotonou	Fl, Mo, Ko	0.67	yes	80	13	132	arenosols	26.6	1395	Cornet <i>et al.</i> 2014
5	2007	Glazoué	Fl, Ko, Kp	0.67	no	80	13	132	ferralsol	28.5	1010	Cornet (unpublished)
6	2008	Cotonou	Fl, Mo	0.67	yes	60	6	66	arenosols	27.0	1562	Cornet <i>et al.</i> 2014
<i>Validation data set</i>												
7	2009	Cotonou	Fl, Mo	0.67	yes	120	80	120	arenosols	27.3	1427	Cornet <i>et al.</i> 2014
8	2009	Glazoué	Fl, Mo	0.67	no	80	4	44	ferralsol	28.4	995	Cornet (unpublished)
9	2004	Godet	Be, Ki, Or	2.22	yes	110	163	164	vertisol	26.5	1624	Cornet 2005
10	2004	Duclos	Be, Ki, Or, Pl, Bo	3.33	yes	200	100	200	ferralsol	25.4	3664	Cornet 2005

¹ World reference base for soil resources (FAO-ISRIC-ISSS, 1998).

² Experiments in 2001 were only used for the calibration of leaf area estimation models.

³ Be=Belep, Ki=Kinabayo, Or=Oriental, Bo=Boutou, Fl=Florida, Gn=Gnidou, Mo=Morokorou, Ko=Kokoro, Kp=Kpouna, Pl=Plimbite

5.2.2. Statistical analysis

Statistical analysis was performed in four steps. First, all the models were evaluated and the best equations for each of the three allometric relationships selected. Second, the effects of the covariates (cultivar, species, site and year) on allometric models were tested and the selected models were calibrated. Third, the calibrated models were validated against an independent data set and compared to other published models. Finally, if a significant deviation in the model estimates was found during the validation step, the minimum sample size for the parameterization of such a model was then evaluated. All statistical analyses were performed using R software (R Development Core Team 2013).

5.2.3. Model selection

For each allometric relationship, several linear and nonlinear regression models using combinations of predictors and response variables were run. These were either chosen from the literature or derived for the present study based on their logical mathematical relation to the published models. Preliminary regression analysis showed that most of the relationships between crop leaf area and leaf and stem dry biomass followed linear patterns, while the relationship between linear measurements and leaf area was better modeled with power functions typical of allometric models. Hence, in this study, only linear models are presented for the estimation of leaf and stem mass while only power models are presented for leaf area. The log transformation was used to make the assumption of homogeneous variances reasonable in the power models (e.g. $y = a \cdot x^b$):

$$\ln y = b \ln x + \ln a ,$$

where y is the response variable, x the predictor and a and b the model parameters.

Models were selected using the Akaike Information Criterion (AIC). The AIC is a common model selection criteria that deals with both the goodness of fit and the complexity of the model (i.e. number of parameters) and enables several models to be compared simultaneously (Johnson and Omland 2004). The lower the value of the AIC, the better the model.

Because the AIC tells nothing about the quality of the model in an absolute sense, the adjusted coefficient of determination (R^2) and the mean percent standard error ($\overline{S\%}$) were also calculated in order to illustrate the mean size of the error as a percentage of the estimated values:

$$\overline{S\%} = \frac{100}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|\hat{y}_i - y_i|}{|\hat{y}_i|},$$

where y_i is the actual value, \hat{y}_i is the estimated value and n is the number of observations (Schaeffer 1980). As the model estimates were computed on the logarithmic scale, they must then be back-transformed to their original, arithmetic scale. Because this transformation is non-linear, and there is variability in the observed data around the fitted relationship, a simple ‘naive’ exponential-based transformation will generate bias (Clifford *et al.* 2013). Consequently, correction factors are typically calculated to remove this bias when back-transforming. As proposed by Clifford *et al.* (2013) we calculated the uniform minimum variance unbiased estimations described by Bradu and Mundlak (1970). The R codes required to fit a log–log allometric model and to make predictions using the uniform minimum variance unbiased estimations were adapted from Clifford *et al.* (2013).

5.2.4. Testing covariates and model calibration

Experimental factors (i.e. cultivars, sites, and year) can affect the slope and/or the intercept of the relationships and, thus, were studied as covariates. In order to test the influence of these covariates on the allometric relationships, a maximal model was fitted (i.e. a model including explanatory variables, covariates and first order interactions). Furthermore the maximal model was simplified according to Crawley’s (2007) procedure. The model summaries were inspected and the least significant term was removed. The full and the simplified models were then compared using the F-test. If no significant difference was observed, the simplified version was kept and the least significant highest-order term was again deleted. If the F-test revealed a significant difference ($P < 0.05$) the previous model was kept. Finally a 1000 bootstrap resampling in conjunction with automated variable selection methods was applied in order to check the efficiency of the selected models (Austin and Tu 2004). Variables that were identified as independent predictors of the response variable in at least 60% of the bootstrap samples were kept and this last model was called Minimal Adequate Model. The relative importance of each term of the Minimal Adequate Model was estimated using the Lindeman, Merenda and Gold

metric (Lindeman *et al.*, 1980) allowing an estimation of the percentage of variance explained by each term. The confidence intervals for relative importance were estimated using a bootstrap procedure on 1000 samples (Groemping 2006). Differences in model performance (i.e. ΔR^2 , ΔAIC and $\Delta \overline{S\%}$) were calculated between the Minimal Adequate Model and the classical pooled regression.

5.2.5. Model validation and minimum sample size

To validate the calibrated models, leaf area, leaf mass and stem mass were estimated using the selected allometric models on independent data. The estimated values were compared to observed ones using $\overline{S\%}$, R^2 and the bias ($\overline{b\%}$). The bias is defined as the scaled mean error (i.e. the mean difference between estimated and observed values expressed as a percentage of the mean observed value). The bias indicates whether the model, on average, overestimates ($\overline{b\%} > 0$) or underestimates ($\overline{b\%} < 0$) data (Walther and Moore 2005):

$$\overline{b\%} = 100 \sum_{i=1}^n \frac{(\hat{y}_i - y_i)}{y_i}.$$

Paired t-tests were run to determine whether the differences between the estimated and the observed values were statistically significant at $P < 0.05$. When this difference was significant, we estimated the minimum sample size allowing user-recalibration with minimum bias. In this case, parameter values and bias were calculated on randomly-selected subsamples of increasing size. All sample sizes were submitted to a bootstrapping procedure with 100 re-samples with replacement. The mean bias was then expressed as a function of the sample size.

5.3. Results and Discussion

5.3.1. Model selection

The domain of validity of the allometric models is defined by the experimental range for crop leaf area, leaf and stem mass and individual leaf area used for model calibration. A summary of the data sets is given in **Table 10**.

Table 11 summarizes the performance of candidate models during the calibration phase. Models were fitted to the calibration data set and ranked according to their performance. Individual leaf area was best explained by a power function of the square of maximum leaf width multiplied by the maximum leaf length ($\overline{S\%}$ of 5.4% of mean leaf area and R^2 of 0.987). Leaf and stem mass were better explained with a linear function of crop leaf area. The best allometric models for leaf and stem mass were not as good (i.e. $\overline{S\%}$ of 10.5 and 15.3, and R^2 of 0.977 and 0.935 respectively) as for leaf area but similar to those reported in previous studies (Normand and Lauri 2012, Pompelli *et al.* 2012, Kandiannan *et al.* 2002). Higher $\overline{S\%}$ and lower R^2 for leaf mass estimation may be due to the large variation in specific leaf area within a single stand, plant (Cooper and Qualls, 1967; Reddy *et al.*, 1989) or even leaf (Sestak *et al.* 1971). Moreover the specific leaf area could have been influenced by the growth stage of the plant (Koller 1972) and by the time of the day (Chatterton *et al.* 1972) when samples were taken. Cornet *et al.* (2014) showed that yam emergence may occur over more than one month creating a very heterogeneous population of individuals of different ages with different specific leaf area. This variability in specific leaf area may explain some of the scatter of leaf mass estimates with the evaluated model.

Table 10. Summary (minimal, maximal and mean \pm SD values) of the calibration and validation datasets used to build predictive allometric models to assess vegetative growth of the two main species of yam.

Dataset	Species	Site	N	Min	Max	Mean \pm SD	Min	Max	Mean \pm SD	Min	Max	Mean \pm SD
<i>Leaf and stem mass estimation</i>						<i>Crop Leaf area (m² m⁻²)</i>			<i>Leaf dry weight (g m⁻²)</i>			<i>Stem dry weight (g m⁻²)</i>
Calibration	<i>D. alata</i>	Cotonou	160	0.03	3.70	0.68 \pm 0.75	1.44	234.00	40.50 \pm 43.29	1.78	198.00	30.54 \pm 34.51
		Glazoué	70	0.01	3.33	0.76 \pm 0.59	0.40	188.00	45.02 \pm 33.46	3.00	141.00	31.24 \pm 25.14
	<i>D. rotundata</i>	Cotonou	200	0.02	3.00	0.92 \pm 0.76	1.00	160.00	45.00 \pm 36.66	2.03	122.00	40.31 \pm 27.28
		Glazoué	90	0.03	1.69	0.51 \pm 0.45	1.70	88.00	25.91 \pm 22.78	1.70	74.00	22.10 \pm 17.56
Validation	<i>D. alata</i>	Duclos	100	0.10	3.20	0.68 \pm 0.71	5.21	117.19	28.76 \pm 25.95	4.17	77.29	19.92 \pm 16.76
		Godet	60	0.10	2.00	0.79 \pm 0.52	6.67	91.67	41.44 \pm 24.31	5.00	66.83	31.98 \pm 16.18
		Cotonou	25	0.04	1.48	0.40 \pm 0.34	2.33	108.21	26.51 \pm 24.69	3.67	62.44	19.56 \pm 14.07
		Glazoué	25	0.06	1.18	0.36 \pm 0.27	4.00	75.00	22.98 \pm 17.03	1.00	49.00	14.27 \pm 10.35
	<i>D. rotundata</i>	Cotonou	25	0.17	2.46	0.80 \pm 0.59	8.66	121.59	39.33 \pm 28.74	13.33	92.42	34.08 \pm 18.06
		Glazoué	24	0.11	0.91	0.36 \pm 0.20	6.00	48.00	18.76 \pm 10.59	4.00	32.00	13.35 \pm 6.05
<i>Leaf area estimation</i>						<i>Leaf maximum length (cm)</i>			<i>Leaf maximum width (cm)</i>			<i>Leaf area (cm²)</i>
Calibration	<i>D. alata</i>	Duclos	226	6.6	24.4	14.1 \pm 3.6	3.6	13.2	7.53 \pm 1.97	15.0	178.00	66.74 \pm 32.79
		Godet	230	5.2	18.6	11.9 \pm 3.2	3.6	11.0	6.60 \pm 1.61	7.0	164.00	45.82 \pm 24.29
Validation	<i>D. alata</i>	Duclos	244	5.9	27.2	12.6 \pm 4.1	2.7	16.2	6.64 \pm 2.77	8.4	265.78	56.48 \pm 46.48
		Glazoué	55	7.6	17.5	11.4 \pm 2.9	3.7	11.5	6.50 \pm 2.20	13.9	116.79	47.43 \pm 30.90
	<i>D. rotundata</i>	Glazoué	55	5.4	13.3	9.3 \pm 1.8	3.7	11.3	6.50 \pm 1.78	13.8	82.10	40.32 \pm 17.49

Table 11. Candidate allometric models ranked by performance metrics: Akaike Information Criteria (AIC), mean percent standard error ($\overline{S\%}$), adjusted coefficient of determination (R^2) and, the model bias ($\overline{b\%}$); L is the maximum length, M is the midrib length, W is the maximum width, a and b are model parameters.

Model	AIC	$\overline{S\%}$	R^2	$\overline{b\%}$
<i>Individual leaf area (A) estimation</i>				
$A = a (W^2 L)^b$	-663	5.4	0.987	-0.08
$A = a (W^2 M)^b$	-663	5.6	0.987	-0.09
$A = a (W L)^b$	-615	5.4	0.985	0.15
$A = a (W M)^b$	-612	6.0	0.984	0.15
$A = a (W L M)^b$	-407	8.2	0.968	0.29
$A = a W^b$	-311	11.2	0.955	-0.63
$A = a L^b$	-39	15.1	0.884	0.04
$A = a (L M)^b$	-14	16.0	0.873	0.03
$A = a M^b$	44	18.0	0.845	-0.09
<i>Leaf mass (LM) estimation from lea area (LA)</i>				
$LM = b LA$	1972	10.5	0.977	-1.26
$LM = a LA^b$	1975	10.6	0.963	1.45
<i>Stem mass (SM) estimation from lea area (LA)</i>				
$SM = a + b LA$	1956	15.3	0.935	0.00
$SM = a LA^b$	1978	16.4	0.875	-1.73

The leaf area to stem mass allometric model showed the highest $\overline{S\%}$ and lowest R^2 . This was also observed by other authors and may be due to changes in both specific leaf area and leaf:stem ratio (Normand and Lauri 2012). In fact herbaceous self-supporting plants show an ontogenetic trend towards decreasing leaf:stem allocation ratio of assimilates, with increasingly larger investment in the support tissues needed by larger plants (Poorter *et al.* 2012). Because all yam species grown for food have a climbing growth habit they are likely to behave differently. Unfortunately literature on the functional anatomy of climbing species is scarce. Some studies indicate that vines and lianas have a higher leaf:stem ratio, but also higher plasticity (i.e. greater variation) in their anatomical characters in response to changing environmental conditions than their self-supporting relatives (Gianoli 2002, den Dubbelden and Verburg 1996, Werth *et al.* 2013). Thus, the increasing competition between plants with age can modify leaf:stem ratio and therefore increase the variability of related allometric relationships.

5.3.2. Year, site and cultivar effects on allometric models

Once the best model for each allometric relationship was selected, the relative importance of cultivar and environmental factors (year and site) was investigated. A summary of all terms of the minimally adequate model and their relative importance is presented in **Table 12**. Explanatory variables (i.e. linear measurements, and crop leaf area for the estimation of leaf area or leaf and stem mass respectively) always accounted for more than 83% of the variance explained by the model. Among covariates, cultivar was the most influential and accounted for 17%, 4% and 3% of explained variance for leaf area, leaf mass and stem mass respectively while year accounted for 0%, 4% and 6%, respectively (**Table 12**). The relative importance of sites and interaction terms was always less than 1.5%. These results suggest that the effects of year, site and their interaction had negligible impact on the performance of the models.

Table 12. Summary of the relative influence of the experimental factors on the allometric models. Bootstrap confidence intervals for relative importance were based on 1000 samples. Differences in model performance were calculated between the minimal adequate model and the equivalent pooled regression (i.e. ΔR^2 : difference in adjusted coefficient of determination, ΔAIC : difference in Akaike Information Criteria, $\Delta \overline{S\%}$: difference in mean percent standard error and, $\Delta \overline{b\%}$: difference in the model bias). L is the maximum length, M is the midrib length and W is the maximum width.

Model terms	Relative importance (%)	95% bootstrap confidence interval		ΔR^2	ΔAIC	$\overline{\Delta S\%}$	$\overline{\Delta b\%}$
		lower	upper				
<i>Individual leaf area (A) estimation</i>				0.004	-81	-0.3	0
log(W ² L)	82.98	77.83	86.86				
Cultivar	16.86	12.95	22.01				
log(W ² L):Cultivar	0.16	0.05	0.36				
<i>Leaf biomass (LM) estimation from leaf area (LA)</i>				0.008	-192	-3.1	-1.26
LA	91.45	87.43	93.68				
Year	3.91	2.30	6.03				
Cultivar	3.82	2.13	7.06				
LA:Cultivar	0.82	0.87	0.94				
<i>Stem biomass (SM) estimation from leaf area (LA)</i>				0.025	-136	-4.1	0
LA	88.65	84.07	91.08				
Year	6.26	4.51	8.83				
Cultivar	3.10	1.67	6.57				
LA:Cultivar	1.39	0.74	2.17				
Site	0.60	0.40	1.36				

Despite the quite large fraction of the variance explained by cultivars for the estimation of leaf area (17%), their inclusion only slightly improved model performance compared to the pooled regression ($\overline{S\%}$ only decreased by 0.3). In view of the lack of bias when using a common model for leaf area estimation, it seemed a reasonable approximation to apply a common equation derived from the pooled data. Conversely, the use of cultivar-specific models decreased $\overline{S\%}$ by 3.1 and 4.1 for leaf and stem mass estimates respectively. However this study included 10 cultivars, whereas Dansi *et al.* (1999) reported that there were 560 cultivars just within Benin. So the use of cultivar-specific models limits the scope of their application. In order to include genotypic differences while keeping the method sufficiently generic we defined species-specific models. Indeed, the studied species cover 90% of yam production worldwide (FAOSTAT 2014). Hence, leaf and stem mass species-specific models were fitted and compared to the pooled regression. Because they performed significantly better they were kept for the validation step.

Final model parameters and their confidence interval are summarized in **Table 13**. Leaf area estimation was best described by a power model calibrated on pooled data. Conversely, leaf and stem mass estimations were best fitted with species-specific linear models. Only in the estimation of stem mass of *D. rotundata* was the intercept significantly different from zero. Differences between species may be due to the heteroblastic growth of *D. rotundata*. Indeed leaves at the first few nodes of this species may be reduced to form modified shield-shaped cataphylls (Onwueme 1978). These cataphylls are thick, lack a distinct leaf lamina and are limited in aerial spread. Cornet (unpublished results) observed that a *D. rotundata* plant can bear up to 16 nodes carrying cataphylls before appearance of the first true leaf, while cataphyll occurrence in *D. alata* was scarce (less than 2%). Thus, plants bearing cataphylls produce significant stem mass before developing any leaf area and thus could modify the intercept of the leaf area to stem mass relationship.

5.3.1. Model validation

Final models were validated against a completely independent data set (**Table 10**). The $\overline{S\%}$ of the model was distinctly higher for validation than for calibration (**Table 13**). However, the adjusted coefficient of determination was always above 0.93 and except for stem mass ($\overline{b\%} = 9.3\%$) the bias was negligible (-0.8 and 1.2 respectively for leaf mass and leaf area estimation). Comparing the leaf area model obtained in this study with available models from the literature

confirmed its greater accuracy (**Figure 37**). Indeed the model developed in the present study always outperformed models from the literature. A paired Student's t-test did not reveal any differences between the estimated and observed leaf areas using our model but significant differences were observed when using the published models.

Table 13. Summary of final model parameter values (mean and confidence interval, CI) and performance at calibration and validation stage. Performance statistics: the adjusted coefficient of determination (R^2), mean percent standard error ($\overline{S\%}$) and, the model bias ($\overline{b\%}$).

	Model parameters				Model performances					
	a		b		Calibration phase			Validation phase		
Model	Mean	CI	Mean	CI	R ²	$\overline{S\%}$	$\overline{b\%}$	R ²	$\overline{S\%}$	$\overline{b\%}$
<i>Individual leaf area estimation (A) from leaf maximum width(W) and maximum length (L): A=a (W²L)^b</i>										
Pooled	0.74	(0.7-0.78)	1.941	(1.92-1.96)	0.987	5.4	0.0	0.969	9.7	1.2
<i>Leaf biomass (LM) estimation from crop leaf area (LA): LM=b LA</i>										
D. alata	0	(0-0)	57.52	(56.5-58.5)	0.990	8.3	-1.1	0.975	11.6	-0.8
D. rotundata	0	(0-0)	48.81	(48.1-49.5)						
<i>Stem biomass (SM) estimation from crop leaf area (LA): SM=a+b LA</i>										
D. alata	0	(0-0)	42.08	(41.1-43.1)	0.943	13.8	0.0	0.935	23.2	9.3
D. rotundata	7.83	(6.27-9.39)	34.40	(32.9-35.9)						

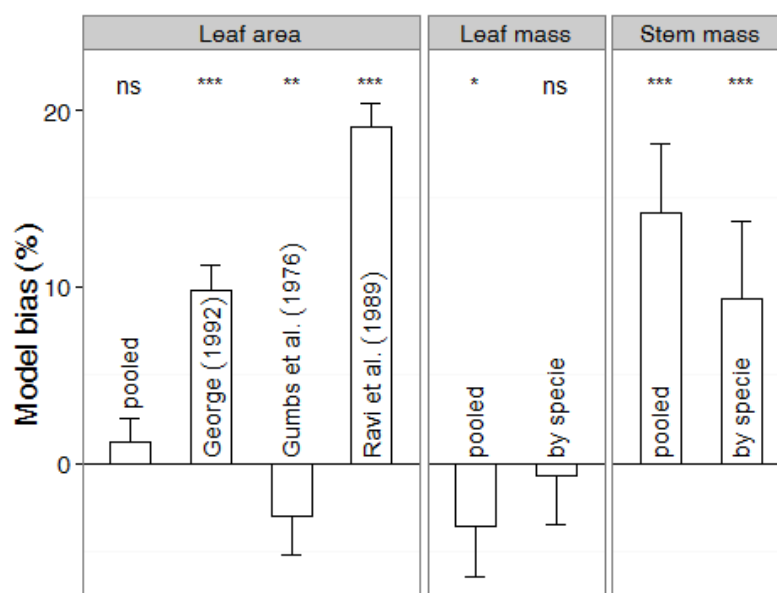


Figure 37. Statistical analysis (Student's t-test for paired data) of the deviation between the estimated and observed leaf area, leaf mass and stem mass. Estimates were based on the final best models (pooled or species-specific) of this study and models from literature where available. Vertical bars denote the bias and spreads denote 95% confidence intervals. ns = non-significant, * significant at $P < 0.05$, ** significant at $P < 0.01$ and *** significant at $P < 0.001$.

Models to estimate yam leaf and stem mass could not be found in the available literature. No differences between estimated and observed leaf mass were observed using our model. Moreover, the use of species-specific models decreased model bias for both leaf and stem mass estimation (**Figure 37**). However, estimation of stem mass was very biased. The diagnostic plot shows clear differences between the stem mass model and the leaf area model (**Figure 38**). Estimated and observed values were closely correlated for both leaf area and stem mass models (0.99 and 0.95 respectively) but the slope of the regression line was significantly different from 1 for stem mass but not for leaf area. This confirmed the formerly observed bias in stem mass estimation and showed that this bias was greater for *D. rotundata* than *D. alata* (slopes of 1.09 against 1.05 respectively). Residuals of the stem mass model, particularly those for *D. rotundata*, showed a biased and heteroscedastic pattern with a clear overestimation for stem mass above 30g. The potential number of cataphylls per stem depends on seed-tuber physiological age and weight (Cornet, unpublished results). Because of differences in agricultural practices, the mean physiological age and weight of the seed-tuber varied between trials. This could have led to the presence of varying numbers of cataphylls per stem, which may explain the large differences in leaf:stem ratio between trials. In order to overcome this lack of reliability we analyzed the relationship between number of samples and the performance of the stem mass model. The variation in the estimate of the model parameter b tended to decline as the sampling size increased (**Figure 39A**). The inferred model bias decreased sharply with increased number of samples and fell below 2% with 86 samples (**Figure 39B**). Depending on the user's requirements from the model, they may choose a suitable sample size to obtain the necessary precision.

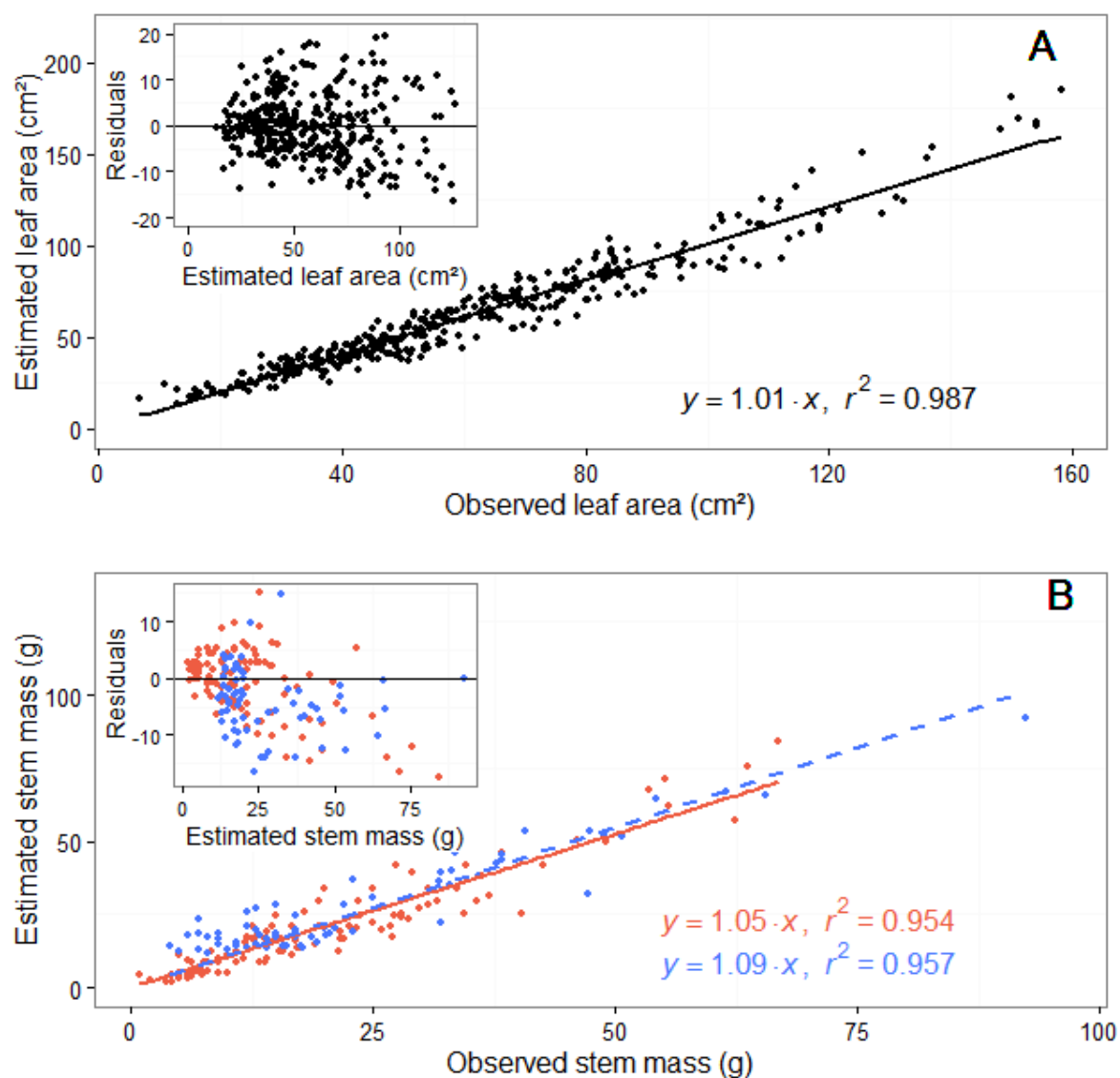


Figure 38. Diagnostic plots of allometric models to predict leaf area (A) and stem mass (B) for the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). (A) Main plot presents the regression of estimated vs. actual values (black line and equation) of the pooled allometric model for leaf area estimation from linear measurement, while the inset presents the residuals of the model compared to the data estimated by the model. (B) Main plot presents the regression of estimated vs. actual values (lines and equations) of the species-specific allometric model for stem mass estimation from crop leaf area, while the inset presents the residuals of the model compared to the data estimated by the model.

The proposed models were tested and calibrated for a given range of validity (**Table 12**). The leaf area estimation from linear measurements was carried out on heart-shaped leaves and should be applied to species presenting different leaf shapes (e.g. *D. dumetorum* or *D. trifida*). Moreover, while the leaf area estimation from linear measurements is independent of the growth stage and could be applied throughout the growing season, the estimation of leaf and stem mass from crop leaf area may depend on the growth stage and thus cannot be estimated with the same expected accuracy after tuber initiation. Moreover senescence may change these relationships drastically. Finally building models can take time and it is important to continue to test and improve them as new data become available.

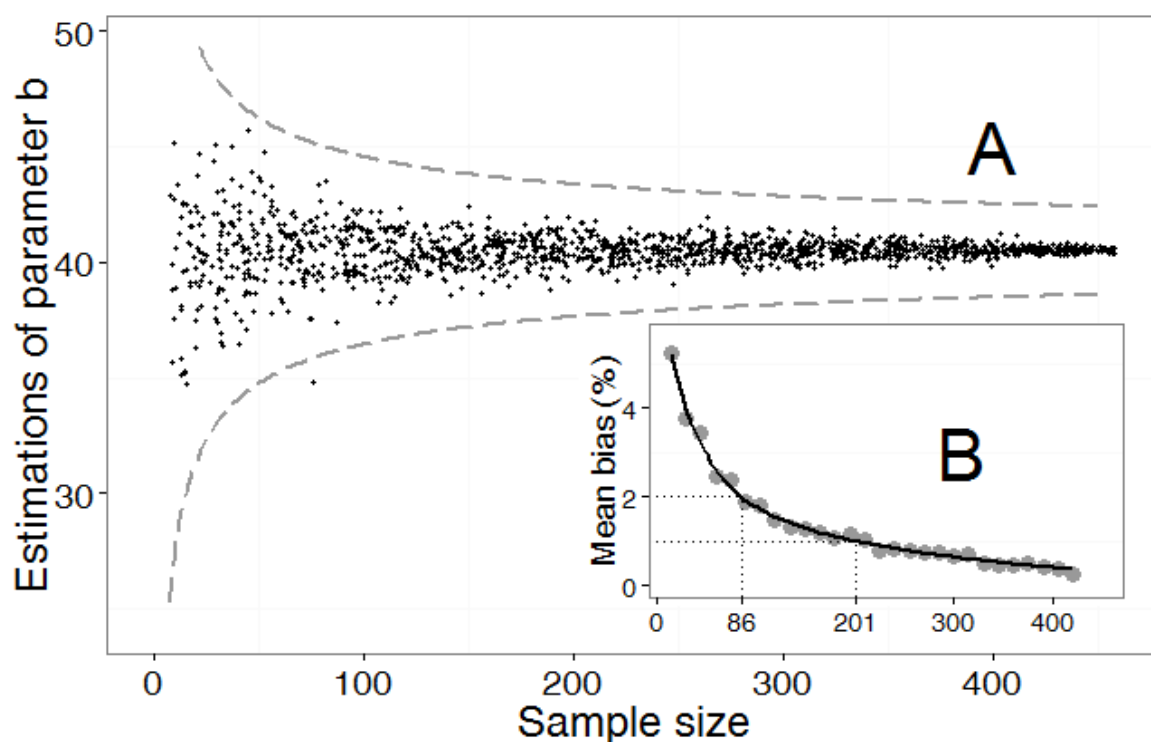


Figure 39. The main plot (A) presents the bootstrapped ($n=100$) estimate of the parameter b of the stem mass model ($SM = a LAb$) as a function of the sample size. The dashed grey lines of the main plot represent the 99% confidence intervals of the mean of the conversion factor for each sample size. The inset (B), presents the model bias as a function of the sample size.

5.4. Conclusion

In this study, very close relationships were found between estimated and observed values of leaf area at the leaf level and for leaf and stem mass at the crop level. Simple model were selected and calibrated. A power model applicable to both yam species was found to best predict a leaf's area in cm² (A) from its linear dimensions: $A=0.74(W^2 L)^{1.94}$, where W is the maximum leaf width and L is the maximum leaf length both in cm. Conversely linear relationships were found between crop leaf area (LA in m² of leaves m⁻² of ground) and leaf (LM in g m⁻²) and stem mass (SM in g m⁻²). The use of species-specific models for leaf and stem mass estimation significantly improved model performance: $LM_{D. rotundata} = 48.81 LA$, $LM_{D. alata} = 57.52 LA$, $SM_{D. rotundata} = 7.83+34.40 LA$ and $SM_{D. alata} = 42.08 LA$, where LA is the crop leaf area.

Models were all validated against a completely independent data set. Models predicting the leaf area and leaf mass of yams (*D. alata* and *D. rotundata*) proved to be reliable and accurate. Unfortunately such a relationship for stem mass was found to be less reliable and a systematic overestimation of predicted values was observed during validation. To overcome the significant differences in the leaf:stem ratio between years, experiments and cultivars a method that allows the user to calibrate the model, tailoring their sample size to the desired precision is proposed. All proposed models represent practical, cheap and reliable alternatives for an accurate and nondestructive estimation of key variables of yam vegetative growth.

Acknowledgments

We thank M. Sodanhoun, C. Adiba, D. Damissi, J. Lawson and E. Patetsos for field assistance and data acquisition, Dr R. Bonhomme for helpful comments on the manuscript, and A. Scaife and K. Cockshull for English revision.

Chapitre 6

Modélisation des conséquences économiques et agronomiques de la variabilité interindividuelle à l'échelle de la parcelle.

*La théorie c'est quand on sait tout et que rien ne fonctionne.
La pratique c'est quand tout fonctionne mais personne ne sait pourquoi.
Ici nous avons réuni les deux, théorie et pratique,
rien ne fonctionne... et personne ne sait pourquoi.*

Albert Einstein

Ce dernier chapitre prolonge et finalise l'analyse des conséquences agronomiques et économiques de la variabilité du rendement interindividuel, initiée dans les Chapitres 3 et 4.

Dans un premier temps, nous présentons la mise au point d'un modèle de croissance et de développement de la plante, agrégeant les connaissances acquises dans ces chapitres. En l'absence de compétition, il est possible d'estimer le rendement de la culture en sommant les contributions individuelles de chaque plante.

Le modèle est ensuite utilisé pour simuler les conséquences agronomiques et économiques de la variabilité entre plantes d'igname en comparant les performances, *in silico*, de cultures utilisant un matériel de plantation traditionnel ou amélioré, c'est-à-dire calqué sur le modèle pomme de terre. Les performances économiques sont estimées en tenant compte du coût des semenceaux et du profit issu de la vente des tubercules. Comme le prix de vente évolue en fonction du calibre des tubercules et de la saison, les prix sur le marché de Glazoué ont été suivis durant les trois années d'expérimentations.

Les performances agronomiques et économiques de la culture d'igname sont ensuite discutées en fonction d'une large gamme de dates de plantation et de poids de semenceaux. Cette dernière partie fait l'objet d'un article soumis au Journal of Agricultural Science; les co-auteurs sont J. Sierra^a, R. Tournebize^a et B. Gabrielle^b.

^aINRA, UR1321 ASTRO, Agrosystèmes Tropicaux.

^bAgroParisTech, UMR1091 INRA AgroParisTech

Modelling physiological, agronomic and economic consequences of yam heterogeneous planting material in West Africa

Abstract

Based on six experiments carried out in Benin at two locations in 2007, 2008 and 2009, a model for individual plant growth and development is developed. It allows an accurate estimation of yam (*D. alata* and *D. rotundata*) growth stage durations and tuber yield. This model simulates the combined effect of emergence (through photoperiod and temperature) and seed-tuber weight on yam plant growth and development. Its estimates were well correlated with observed leaf area index and plant tuber yield ($R^2 > 0.83$).

In the absence of the interplant competition typical of traditional cropping systems in West Africa, the model was run to investigate the benefit of using improved planting material (i.e. uniform seed-tuber weight and emergence) on yam crop yield. It shows that for the traditional planting dates, the use of improved planting material could lead to a mean yield increase of 22 to 27%, and a mean gain in profitability of 30 and 40% for *D. alata* and *D. rotundata* respectively. The model also proved to be a useful decision-support tool for choosing an optimum seed-tuber weight, depending on the species and the planting date.

Keywords: yams (*Dioscorea* spp.), plant yield variability, photoperiod, model, West Africa

6.1. Introduction

Yam (*Dioscorea* spp.) is the third most important tropical root crop after cassava and sweet potato. Most of its world production is in West Africa and is based on traditional cropping which involves low density planting and extensive practices. This cropping system is faced with many constraints, including a lack of quality planting material. Traditionally, farmers either plant whole small tubers which arise during the process of ware-yam production, or cut large tubers into smaller pieces of the desired size. In this way, up to 33% of yams otherwise available for food are reserved for planting new crops (Orkwor *et al.* 1998). This process also results in highly variable planting material, whether in size, physiological age or nutrient content (Cornet *et al.* submitted). Accordingly, uncontrolled seed-tuber physiological age and size may influence emergence time (Orkwor *et al.* 1998). Moreover, several studies showed that seed-tuber size strongly influence aerial growth during the vegetative phase and consequently tuber yield (Ferguson 1973, Okoli *et al.* 1999, Cornet *et al.* submitted). Cornet *et al.* (2014) showed that even equally-sized traditional planting material may emerge unevenly, leading to individual plant size variation and high interplant yield variability. Despite strong evidence, the cost of heterogeneous seed-tubers, or to express it in a more constructive way, the expected benefit from improved planting material is still unknown.

In order to investigate the consequences of heterogeneous planting material on crop yield it is necessary to develop an individual plant model simulating the influence of emergence date and seed-tuber size on plant development and yield. Cornet *et al.* (2014) hypothesized that because of yam photoperiod sensitivity, delayed emergence leads to a shortened vegetative phase, reduced leaf area and consequently lower yield potential. Yam photoperiod sensitivity was already highlighted in previous studies: Vaillant *et al.* (2005) and Marcos *et al.* (2011) showed that a shorter daylength hastens tuberization, while Ile *et al.* (2007) found an effect of both the absolute daylength and the rate of change of daylength on time to flowering. As for other root and tuber crops, the underground nature of the harvestable organ complicates the observation of the growth stages. So tuber initiation is currently inferred from indirect measurements: Sands *et al.* (1979) for potato and Marcos *et al.* (2009) for yam (*D. alata*) both estimated crop tuber initiation from extrapolation of yield curves back to zero. This method proved to be reliable for a uniform field crop, but Cornet *et al.* (2014) demonstrated that yams' uneven emergence leads to variable tuberization curves, making the estimation of tuber initiation in this way unrealistic at the plant level.

The present study aims at investigating the consequences of uneven seed-tuber weight and emergence date on crop yield, using a simple and descriptive model of individual yam growth and development. First the influence of environmental variables (temperature, absolute daylength and rate of change of daylength) on model performance was estimated for the two main yam species (*D. alata* and *D. rotundata*). The plant tuber yield was simulated for different emergence dates and seed-tuber sizes to quantify their effect on the yield of the two main yam species. Finally, the profitability of traditional and improved planting material was estimated.

6.2. Materials and Methods

6.2.1. Data Sets

The dataset used here came from six trials carried out between 2007 and 2009 at two locations in Benin (West Africa): AfricaRice-Cotonou Station (6°25' N, 2°19' E, 23 m asl) and Glazoué (7°56' N, 2°15' E, 200 m asl). Both sites are located in the forest-savannah transition zone. The climate is sub-equatorial with a bimodal pattern of rainfall, which occurs mainly from March to July and from September to October. The soils used in this study are arenosols (FAO-ISRIC-ISSS 1998) with good physical characteristics but low nutrient levels. Field experiments consisted of 300–550 plants. All trials followed traditional planting systems used in West Africa. Small entire seed tubers coming from traditional farmer's planting material and weighing between 220 and 600 g were planted in mounds, without staking at a density of 0.7 plant m⁻².

We used two cultivars, “Florido” for *D. alata* and “Morokorou” for *D. rotundata*. Morokorou is a traditional early-maturing variety originating from north Benin, producing 1-3 cylindrical tubers. Florido was introduced into West Africa from Puerto Rico in the early 1970s and produces two to five round tubers (Doumbia *et al.* 2004). The planting dates were 20 February 2007, 25 March 2009 and 25 April 2008. The experiments in Glazoué were not irrigated, but in Cotonou the crop was irrigated to field capacity at planting, and further supplementary irrigation (totalling between 80 to 110 mm depending on the cropping season) was applied to replace estimated evapotranspiration using overhead sprinklers (Marcos *et al.* 2009). The plants did not show any visual sign of water or nutritional stress. Weed control was done by hand every two weeks. For more information on sites or agricultural practices, see Cornet *et al.* (in press).

Individual plant emergence dates were recorded every three days in all trials until the final plant stand was established. We defined individual emergence when tuber sprouts emerged from the soil. Plants were sampled from an area of 1.5–3 m² every 2-3 weeks for leaf and stem biomass and crop leaf area from vine emergence to the tuber maturity. There were four replicates of two plants at each sampling date. Leaf areas at Glazoué and in the Cotonou in 2007 trials were estimated using the allometric model proposed by Cornet *et al.* (in press). In the 2008 and 2009 trials in Cotonou, leaf areas were measured with a planimeter (Li-Cor model 3100, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). Leaf, stem and tuber biomass was determined after drying the material for 72 h at 70 °C. Daily minimum and maximum air temperature were measured by a standard meteorological station located at less than 500 m from the plots. Mean daily temperature (T) was

calculated as the average of daily minimum and maximum temperatures. Astronomical daylength including twilight was calculated according to Keisling (1982).

6.2.2. Yam individual plant growth model

Past studies showed that maximal leaf area index was reached soon after tuber initiation (Campbell *et al.* 1962, Sobulo 1972, Marcos *et al.* 2011). We assumed that the tuber weight (TW, g plant⁻¹) increases proportionally to leaf area at tuber initiation (LA_{TI}, m² plant⁻¹):

$$TW = \beta LA_{TI} (HA - TI) \quad (1)$$

where HA and TI are the harvest and tuber initiation dates and β is a constant.

The leaf area at tuber initiation was assumed to be proportional to the length of the vegetative phase (EM-TI), defined as the time between emergence and tuber initiation:

$$LA_{TI} = \gamma (TI - EM) \quad (2)$$

where EM is the emergence date and γ is a constant determining the leaf area growth rate (m² day⁻¹).

Past studies have shown that plants from smaller seed-tubers accumulate dry matter and develop leaf area at much slower rates than others (Onwueme 1972, Nwoke *et al.* 1973, Cornet *et al.* 2014). Because the seed-tuber weight in farmer's planting material is not uniform, its influence on vegetative growth was also included in the model. An asymptotic relationship between γ and seed-tuber weight (SW, g plant⁻¹) was used because past experiments have shown that the increase in plant growth rate with increasing seed-tuber weight tends to diminish asymptotically (Ferguson 1973, Rodriguez-Montero *et al.* 2001). In the current study this asymptotic relationship was defined by a modified Gompertz curve with biologically meaningful parameters (Hunt 1982).

$$\gamma = \varepsilon e^{-e^{(\delta*(250-SW))}} \quad (3)$$

where δ is the relative growth rate at inflection point and ε is a constant of proportionality. The abscissa of the inflection point was set at 250g, which corresponds to the seed-tuber weight necessary to obtain one third of the maximum plant yield found by Ferguson (1973).

Combining Eqns 1, 2 and 3 the plant tuber weight is calculated as follows:

$$TW = \varepsilon e^{-e^{(\delta*(\sigma-SW))}} (TI - EM) (HA - TI) \quad (4)$$

6.2.3. Yam individual plant development model

The crop development was assessed using a daily cumulative photothermal age. The development rates were then computed as summations of daily photothermal ratios. The method of Marcos *et al.* (2011) was used to simulate the response to temperature and photoperiod by calculating a dimensionless cultivar-specific factor that ranges from 0 to 1. To simulate the progression of the crop through the growth stage, a rate of development (r , day⁻¹) is computed daily by multiplying the temperature ($f(T)$), absolute photoperiod ($f(P)$) and rate of change in photoperiod ($f(C)$) factors by the phase-specific daily maximum rate (r_x , day⁻¹).

The effect of daily mean temperature (T , °C) on development rate can be described by using the beta function (Wang et Engel 1998) with a cardinal minimum, optimum and maximum temperature (T_n , T_o and T_x , °C) in each phase:

$$f(T) = \begin{cases} 0, & \text{if } T \leq T_n \text{ or } T \geq T_x \\ \frac{2(T-T_n)^\alpha((T_o-T_n)^\alpha-(T-T_n)^{2\alpha})}{(T_o-T_n)^{2\alpha}}, & \text{if } T_n < T < T_x \end{cases}, \text{ with } \alpha = \frac{\log(2)}{\log(\frac{T_x-T_n}{T_o-T_n})} \quad (5)$$

The effect of daily absolute daylength (P , h day⁻¹) on development rate can be described by using a negative exponential law (Angus *et al.* 1981). There is no development if P is below the critical photoperiod (P_c , h day⁻¹). Above P_c , the response to P decreases according to the sensitivity coefficient (P_s , h⁻¹):

$$f(P) = \begin{cases} 1, & \text{if } P < P_c \\ e^{-P_s(P-P_c)}, & \text{if } P \geq P_c \end{cases} \quad (6)$$

The effect of daily rate of change in daylength (C , s day⁻¹) on development rate can be described using the same negative exponential law as for the absolute daylength. There is no development if C is below the critical rate of change of photoperiod (C_c , s day⁻¹). Above C_c , the response to C decreases according to the sensitivity coefficient (C_s , s⁻¹):

$$f(C) = \begin{cases} 1, & \text{if } C < C_c \\ e^{-C_s(C-C_c)}, & \text{if } C \geq C_c \end{cases} \quad (7)$$

The rate r (day⁻¹) is initialized at emergence (EM) with a value of 0; tuber initiation (TI) and tuber maturity (HA) are reached when the accumulated r exceeds 1, and 2, respectively:

$$r = \begin{cases} r_x^{EM-TI} f(T)f(P)f(C), & \text{for the vegetative phase} \\ 1 + r_x^{TI-HA} f(T)f(P)f(C), & \text{for the tuberisation phase} \end{cases} \quad (8)$$

Further details of the model can be found in Marcos *et al.* 2011. This cumulative method implies that the plant progresses every day towards tuber initiation or maturity with a variable rate, which depends upon temperature and photoperiod. Because there is traditionally no

irrigation in the yam fields of West Africa, a supplementary limitation, stopping ongoing growth at the onset of the dry season (i.e. mid-November), was added to the model.

6.2.4. Model selection

Combining Eqns 4 and 8 it is possible to estimate the plant tuber yield as a function of seed tuber size and emergence date at a given date of harvest (HA). By activating $f(T)$, $f(P)$, $f(C)$ or a combination of these it is possible to model the individual and combined effects of these environmental variables on the plant tuber yield. Four models were compared. The first, as for potato development models, considered a combined effect of temperature and photoperiod on tuber initiation (e.g. Griffin *et al.* 1993, Streck *et al.* 2007) and a single effect of temperature on tuber maturity. The second model considered a combined effect of temperature and photoperiod on both the vegetative and the tuberization phase (Marcos *et al.* 2009). The third model was similar to the second but the photoperiod was replaced by the rate of change of photoperiod (Ile *et al.* 2007). The last model corresponded to a “full” model with a combined effect of temperature, photoperiod and rate of change of photoperiod on both growth stages. In further discussion they are referred to respectively as the potato model (M_{Potato}), the yam photoperiod model (M_{YamP}), the yam rate of change model (M_{YamR}) and the full model (M_{Full}).

The best model was selected by comparing models abilities to simulate plant tuber yield observations on the basis of three summary statistics: (i) the root mean square error (RMSE), (ii) the Nash-Sutcliffe model efficiency coefficient (ME) ranging between $-\infty$ and $+1$, and (iii) the Akaike Information Criterion corrected (AICc). The first two of these assess the absolute and relative ability of the model to represent the modelled phenomenon. The AICc allows model ranking on the basis of the performance / parsimony (number of variables). The root mean square error (RMSE) is defined as

$$\text{RMSE} = \left(\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n} \right)^{0.5} \quad (9)$$

where O_i and P_i represents the observed and the predicted plant tuber yield respectively for a dataset of n observations.

The model efficiency (ME) is defined as:

$$\text{ME} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2} \quad (10)$$

The model efficiency ranges between $-\infty$ and 1, with 1 indicating a perfect fit, 0 for a quality of fit equivalent to the null (overall mean) model and a negative value for worse prediction than the null model (Nash and Sutcliffe 1970).

The corrected Akaike Information Criterion (AICc) is defined as:

$$AICc = n \ln \left(\frac{SS_{res}}{n} \right) + 2k + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \quad (11)$$

where k is the number of parameters and SS_{res} is the residual sum of squares (Burham and Anderson 2004). For each species, the best model was chosen for prospective analysis, firstly according to the RMSE value, therefore considering model robustness, and secondly according to AICc, considering the ability / parsimony trade-off.

6.2.5. Estimation of model parameters

In order to reduce the number of parameters to be estimated during the main optimization, a preliminary optimization was done on a subset of the data corresponding to plant samples collected during the vegetative phase (i.e. samples without new tubers). For this, the plant cardinal temperatures and photoperiod sensitivity parameters of the vegetative phase (i.e. T_n , T_o , T_x , P_c , P_s and r_x) and the parameter of the Gompertz model (δ) were first estimated by minimizing the RMSE between the observed leaf area and a submodel vegetative index (SVI):

$$SVI = e^{-e^{(\delta \cdot (250 - SW))}} \sum_{i=EM}^{HA} f(T)_i \quad (12)$$

In a second step, it was possible to estimate the remaining model parameters by minimizing the RMSE between observed and predicted plant tuber yield using Eq. 4.

In both preliminary and main optimization processes, two consecutive optimization methods were applied. A first optimization was done using the differential evolution algorithm described by Price *et al.* (2006). This heuristic method introduced by Storn and Price (1997) is well-suited to find the overall optimum of a real-valued function of real-valued parameters and does not require that the function be either continuous or differentiable (Mullen *et al.* 2011). The algorithm is an evolutionary technique which at each iteration transforms a set of parameter vectors, termed the population, into another set of parameter vectors, the members of which are more likely to minimize the objective function. Thereafter, the parameters identified by the differential evolution algorithm were used as starting values for a more common simplex optimisation method (Nelder and Mead 1965). Both optimization methods were carried out using

the R statistical software and the DEoptim library (Mullen *et al.* 2011, R Development Core Team 2013).

6.2.6. Simulations

Because there is no interplant competition at traditional plant densities in the yam's fields of West Africa (Cornet *et al.* 2014), it was possible to simulate the crop yield as the sum of individual plant yields using the best plant model. In order to determine the consequences of using heterogeneous planting material, the crop yield obtainable from traditional and improved planting material were simulated. The simulated distribution of the traditional planting material was characterized by a spread of emergence dates and variable seed-tuber weight, while the distribution of the improved planting material was characterized by a narrower spread of emergence and more uniform seed-tuber weight. The seed-tuber weight and emergence distributions for the traditional planting material were defined from six trials carried out in Benin (Cornet *et al.* 2014) while it was based on the potato for the improved treatment (O'Brien *et al.* 1983). In traditional cropping systems, Cornet *et al.* (2014) observed a normal distribution of seed-tuber weight and a gamma distribution of emergence, with shape and scale parameters equal to two (left skewed). The characteristics (mean and standard deviation) of the traditional and improved planting material are presented in **Table 14**. Climatic variables (i.e. temperature, photoperiod and rate of change of photoperiod) are those measured in 2009 in Cotonou, Benin.

Table 14. Characteristics of the plant populations generated for the simulation study

Factor	Distribution	Level	Mean	SD	IDR90	Min	Max
Emergence (days after planting)	Gamma	Traditional	27	19.8	67	2	100
		Improved	8	6.2	20	2	30
Seed-tuber size (g plant ⁻¹)	Normal	Traditional	400	50.6	140	255	533
		Improved	400	5.3	20	389	416

SD : Standard Deviation.

IDR90 : 90% Interdecile range.

6.2.7. Profitability of traditional and improved planting material

A rough estimate of both traditional and improved profitability was calculated for successive planting dates and varying seed-tuber size. In West Africa yam ware tubers are sold on a “cash and carry” basis and prices are mainly based on the variety, the season and, for *D. rotundata*, the perceived size of tubers (Orkwor 1998). The profit was calculated as the proceeds from the sale of the tubers minus the cost of the seed-tubers. The selling prices of both species were recorded

weekly at the yam market at Glazoué (Benin). For *D. rotundata*, different prices were recorded for large (> 2.5kg) or small tubers (0.8-2.5 kg). Because yams in Benin are sold on a volume basis (in basins or heaps), tubers were weighed to find the price per kilo (€ kg⁻¹). When yams were not being sold in the market, missing values were estimated by linear interpolation between adjacent data. **Figure 40** shows the mean selling prices over the three growing seasons (2007, 2008 and 2009). The tuber size category was inferred from the estimated individual plant tuber yield of the plant model. The date of sale was estimated from the model using the end of the tuberization phase as the date of maturity. The cost of the seed-tuber was calculated on the basis of its weight in relation to its grade, as commonly practised in the seed-tuber market of Nigeria (Ogbonna *et al.* 2011, Kleih *et al.* 2012).

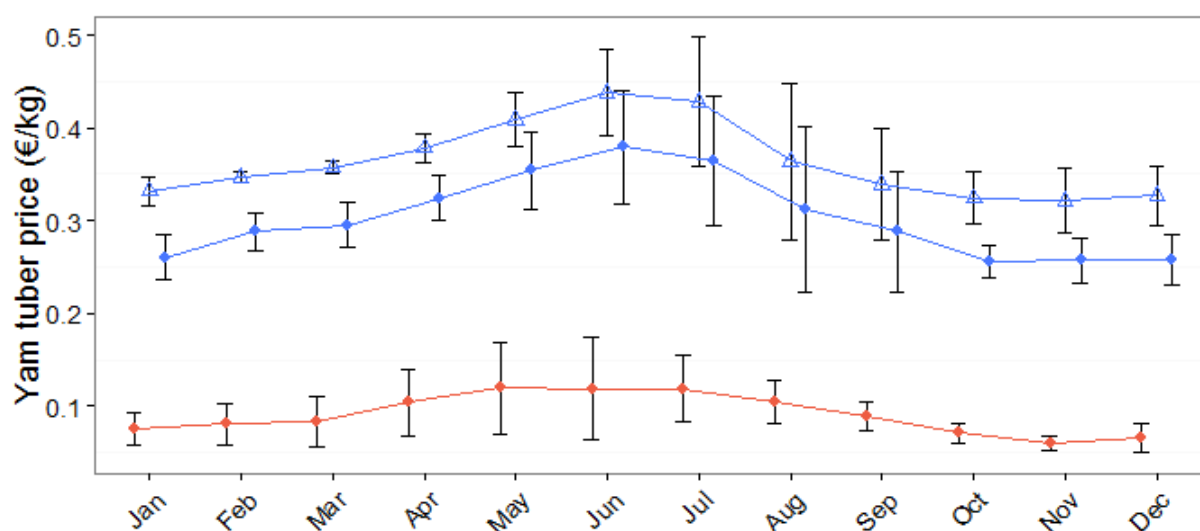


Figure 40. *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue) selling price at the market of Glazoué (Benin) depending on the size of the tuber (circle: tuber size between 0.8 and 2.5 kg; triangle: tuber size over 2.5 kg). Error bars are standard deviation of mean price over 2007, 2008 and 2009.

6.3. Results

6.3.1. Model selection

Table 15 provides a comparison of overall and species-specific performance between the potato model (M_{Potato}), the yam photoperiod model (M_{YamP}), the yam rate of change model (M_{YamR}) and the full model (M_{Full}). All models showed much better performance than the null model (ME always > 0.787). Generally the full model was the more robust (RMSE=134.6 g plant⁻¹). But while looking at the balance between model robustness and model parsimony, the yam potato model performed better (AICc=1820.8). Despite small differences, the same pattern could be observed for species-specific models: the potato model gave the best performance for *D. alata* and *D. rotundata* (AICc of 1130.5 and 698.8 respectively). In the following sections we used the potato model.

Table 15. Comparison of global and species-specific model's performances

Model	Species	Global			Species-specific		
		RMSE	AICc	ME	RMSE	AICc	ME
M_{Potato}	<i>D. alata</i>	135.9	1820.0	0.882	123.7	1130.5	0.790
	<i>D. rotundata</i>				154.4	698.8	0.910
M_{YamP}	<i>D. alata</i>	135.8	1821.9	0.883	123.6	1132.8	0.791
	<i>D. rotundata</i>				154.2	701.0	0.910
M_{YamR}	<i>D. alata</i>	135.9	1821.9	0.882	124.7	1134.7	0.787
	<i>D. rotundata</i>				152.8	699.9	0.911
M_{Full}	<i>D. alata</i>	134.6	1822.7	0.885	121.0	1135.4	0.799
	<i>D. rotundata</i>				152.2	705.4	0.911

RMSE, AICc and ME are model's performance metrics, respectively the Root Mean Square Error, the corrected Akaike Information Criteria and the Model Efficiency.

MPotato, MYamP, MYamR and MFull are the potato model, the yam photoperiod model, the yam rate of change of photoperiod model and the full model, respectively.

6.3.2. Parameter optimization for the potato model

The parameter estimates for the best species-specific models are shown in **Table 16**. *D. rotundata* had a shorter critical photoperiod than *D. alata* (i.e. P_c of 12.18 and 12.68 respectively) but particularly a much lower sensitivity to photoperiod (P_s of 0.04 and 0.94 respectively). Except for the optimum temperature (T_o) during the tuberization phase, cardinal temperatures of *D. rotundata* were always higher than those of *D. alata*. The range of cardinal temperature (i.e. $T_x - T_n$) was always wider for the tuberization phase than for the vegetative phase. The minimum duration phase ($1/r_x$) was also much longer for the tuberization phase than for the vegetative phase and *D. rotundata* showed longer minimum duration phases than *D. alata*.

Table 16. Parameter estimates for the selected species-specific models during vegetative and tuberization phases

Species	Phase	T_n	T_o	T_x	P_c	P_s	$1/r_x$	ϵ	δ
<i>D. alata</i>	EM-TI	11.1	19.3	29.1	12.68	0.94	23.8	0.154	0.006
	TI-HA	10.4	26.8	42.6			80.7		
<i>D. rotundata</i>	EM-TI	15.2	24.8	28.1	12.18	0.04	35.5	0.231	0.007
	TI-HA	13.9	21.5	46.9			99.7		

P is the absolute daylength (h day⁻¹).

EM-TI and TI-HA are the vegetative phase and the tuberization phase respectively (day).

T_o , T_n and T_x are respectively the optimum, the minimum and the maximum temperature (°C) for a given growth phase.

P_c is the critical absolute daylength (h day⁻¹) and P_s is the sensitivity coefficients to the absolute daylength (h⁻¹).

$1/r_x$ is the minimum duration of the respective growth phase (day).

ϵ and δ are two constants.

The estimated and observed values of the model outputs were analysed. **Figure 41** present (i) the relationship between observed plant leaf area and the submodel vegetative index (SVI, Eqn 12) predictions of the model and (ii) the relationship between the predicted and observed plant yield. This double-checking of the model was necessary because of the considerable risk of over-fitting given the large number of parameters used during the optimization process and the many variables used in the model. In order to check the appropriateness of the model's components, the observed leaf area index was used to test the vegetative part of the model (**Figure 41a** and **Figure 41b**). Leaf area of sampled plants ranged between 0 and 1.6 m² plant⁻¹. A coefficient of correlation always higher than 0.85 was observed. The relationship between observed and predicted plant tuber yield of the two main yam species is given in **Figure 41c** and **Figure 41d**. The yams yielded up to 1500 and 2000 g of tuber dry matter

per plant for *D. alata* and *D. rotundata* respectively. The species-specific models gave good estimates of observed plant tuber yield (both $R^2 > 0.83$). No systematic bias was observed.

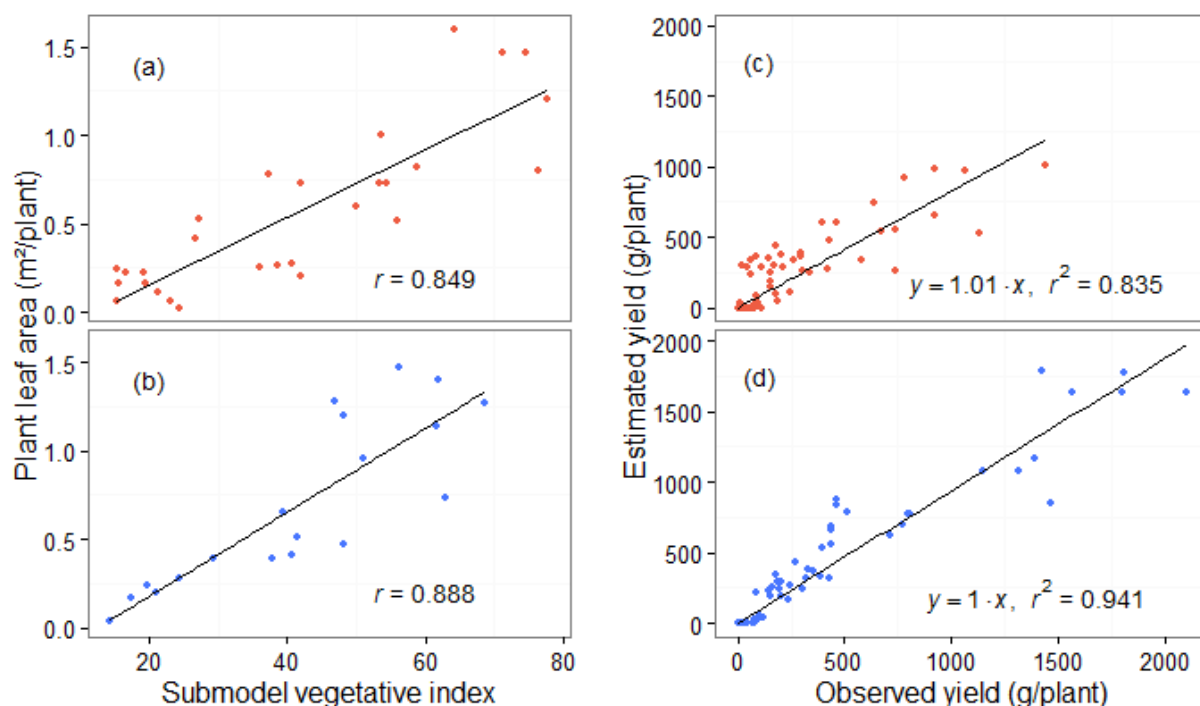


Figure 41. Estimated against observed outputs of best model components: plant leaf area (a and b) and plant yield (c and d) of the two main yam species: *D. alata* (in red) and *D. rotundata* (in blue) as influenced by temperature and daylength from plant emergence.

6.3.3. Growth stages

The range of validity of the estimates is given by the density function of observed emergence dates during the experiments and corresponds to traditional planting dates (from February to May). Mean temperature during the growing season oscillated between 20.4 and 30.5°C (**Figure 42a**). The photoperiod ranged between 12.5 and 13.3h (**Figure 42b**). **Figure 42c** and **Figure 42d** show the estimates of growth stage duration for successive planting dates as a function of temperature and daylength. Most of emergence occurred at a time of increasing daylength. Within this range of emergence, the vegetative phase took place during a warmer period than the tuberization phase. *D. alata* always had a longer vegetative phase and a shorter tuberization phase than *D. rotundata*. Emergence later than 265 days resulted in a sudden decrease in the duration of the vegetative phase, whereas emergence later than 170 days resulted in a sudden decrease in the duration of the tuberization phase.

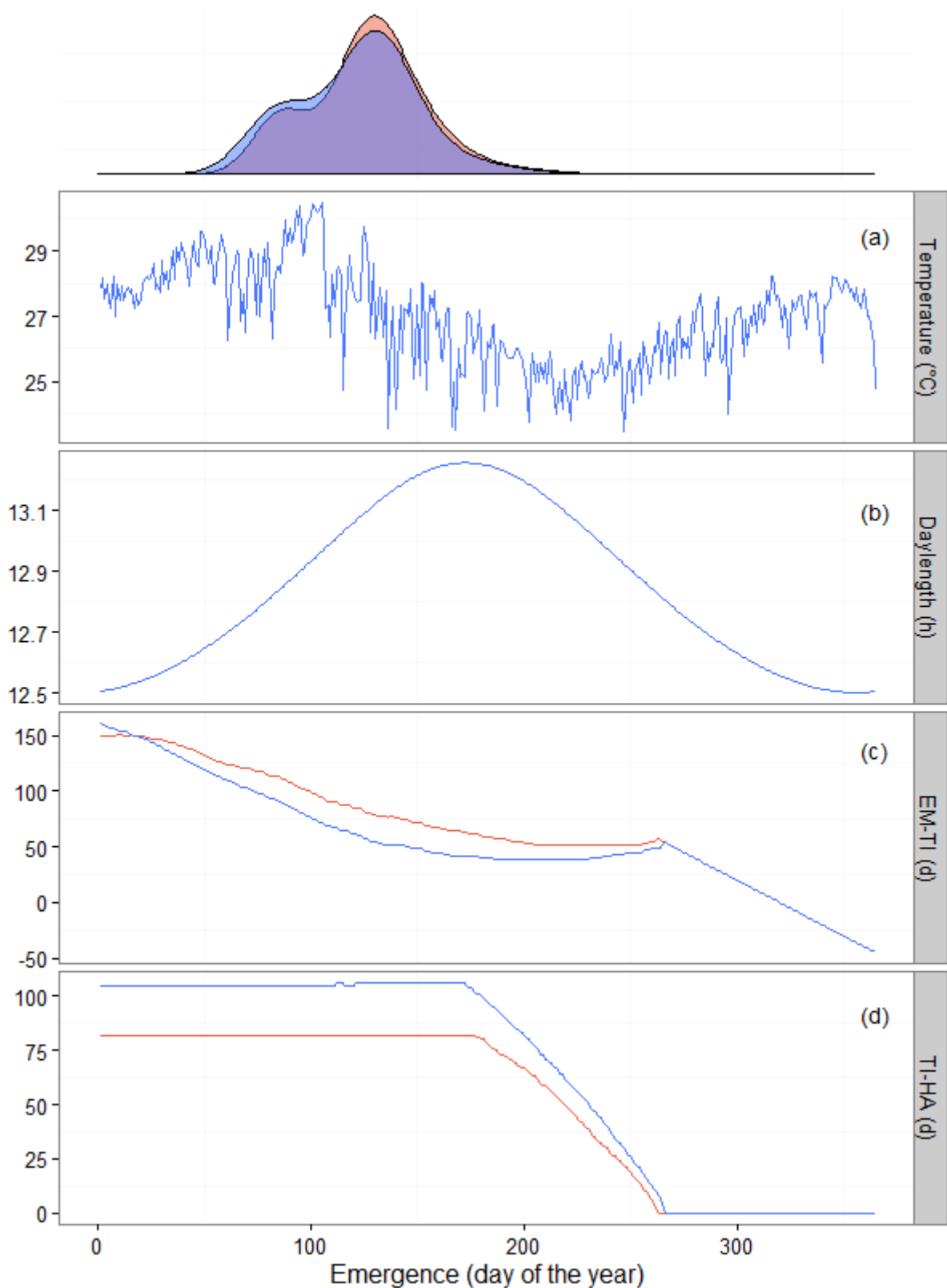


Figure 42. Temperature (a), photoperiod (b) and estimated growth stage durations (c and d) as a function of emergence date of the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). EM-TI is the vegetative phase, and TI-HA the tuberization phase. The density plot at the top of the figure presents the density function of the observed emergence dates of both yam species within the six experiments of the current study.

6.3.4. Simulated crop yield

Figure 43a compares the simulated yields of both yam species using traditional and improved planting material. Both simulated and observed crop yields decreased with successive planting dates. The simulated yield of *D. rotundata* was always higher than that of *D. alata*, but this difference tended to diminish with later planting. Within the range of traditional planting dates, the yield improvement due to narrower emergence spread and uniform seed-tuber weight was always more than 18% (**Figure 43b**). For planting dates prior to 150 days, the yield improvement is relatively stable and higher for *D. rotundata* than *D. alata* (i.e. 24 ± 2.1 and $20 \pm 1.5\%$ yield increase respectively). Afterwards the effect of improved planting material increased drastically but the absolute yield gain remained low ($+ 1.1$ and 1.3 t ha^{-1} for *D. alata* and *D. rotundata* respectively at planting date 185).

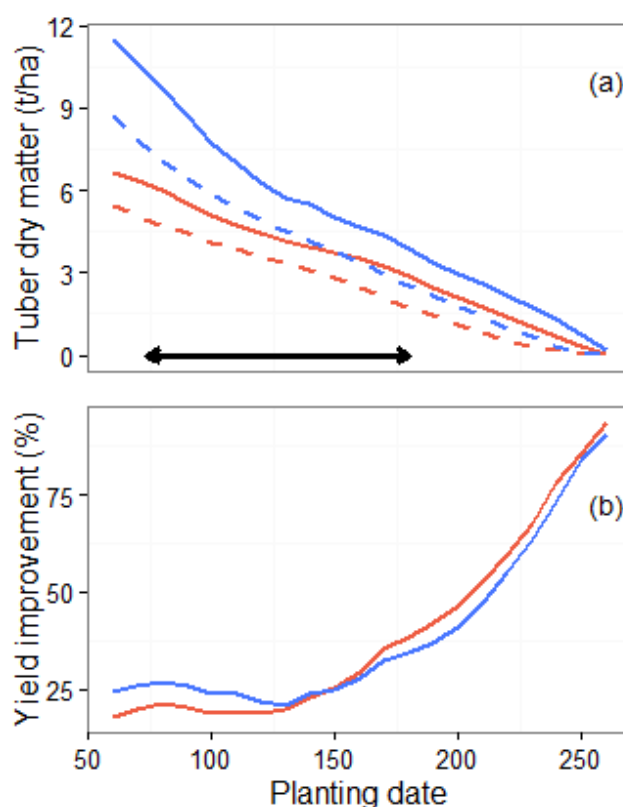


Figure 43. Influence of the planting date on the estimated yield differences between improved (solid line) and traditional (dashed line) cropping systems of the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). The black arrow indicates the traditional planting date in West Africa.

The comparison of the tuber dry matter yield (t ha^{-1}) of both species in the traditional cropping system as a function of planting date and seed-tuber weight is presented as a contour plot in **Figure 44a** and **Figure 44b**. For a given planting date and seed-tuber weight, *D. rotundata* always outperformed *D. alata*; e.g. at 110 days with a seed-tuber weight of 550g the yields of traditional cropping system were 6.9 and 5.9 t ha^{-1} of tuber dry matter per ha respectively. In general, the later the planting date, the lower the yield; while the heavier the seed-tuber, the higher the yield. But the yield gain attributable to seed-tuber weight decreased with later planting dates: e.g. for *D. alata* in the traditional cropping system (**Figure 44a**) with a planting date of 90 days, doubling the seed-tuber weight from 250g to 500g increased the yield by 3.0 t ha^{-1} , while with a later planting date of 180 days, doubling the seed-tuber weight only increased the yield by 1.2 t ha^{-1} . The yield gain in tuber dry matter (t ha^{-1}) attributable to the use of improved planting material is shown in **Figure 44c** and **Figure 44d**. It varied between 0.3 and 1.4 t ha^{-1} for *D. alata* and between 0.4 and 2.8 for *D. rotundata*.

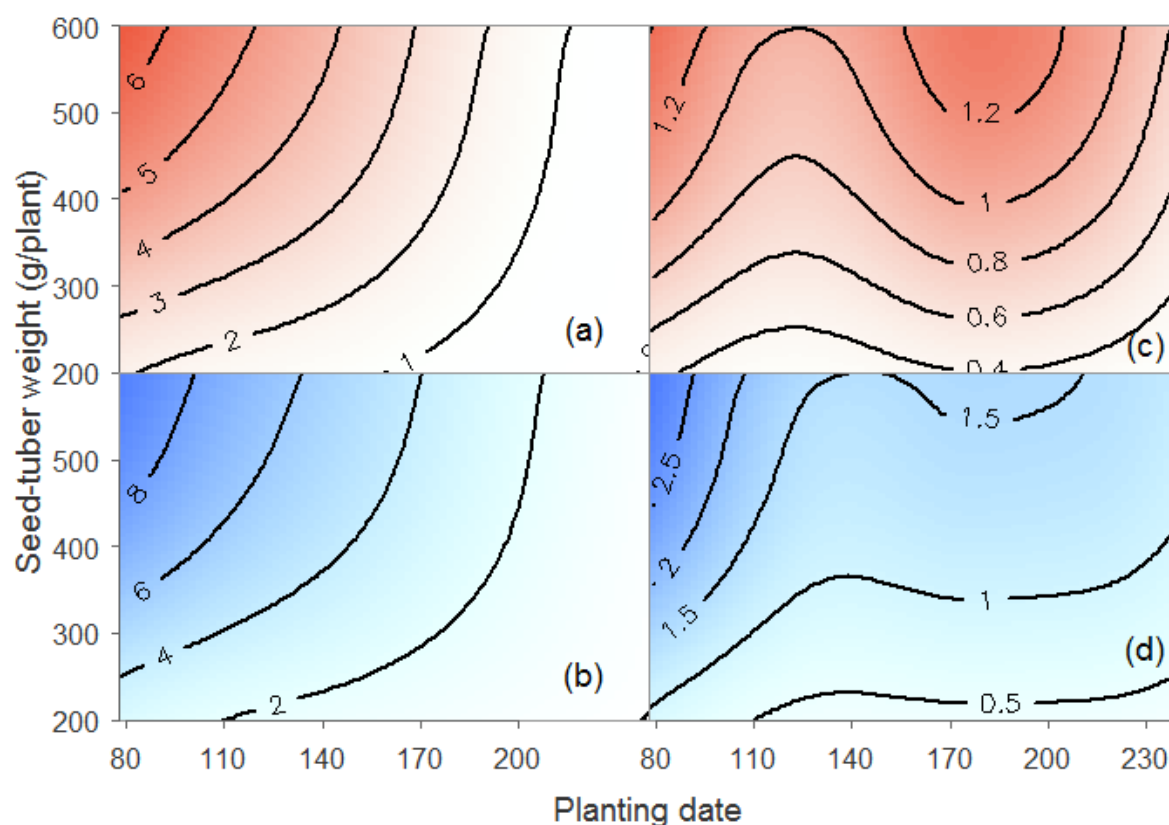


Figure 44. Yield (t of tuber dry matter per ha) of the traditional cropping system (a and b) and yield improvement linked to the use of improved planting material (c and d) for the two main yam species, *D. alata* (in red) and *D. rotundata* (in blue) as a function of planting date and seed-tuber weight. Contour lines represent level of equal yield (a and b) or yield improvement (c and d).

6.3.5. Profitability of traditional and improved planting material

The profit (i.e. the receipts from the harvest sales minus the seed-tuber cost, k€ ha⁻¹) of the traditional cropping system was estimated for *D. rotundata* and *D. alata* (**Figure 45a** and **Figure 45b**). Within the range of the models' validity, the profitability of early planting (i.e. March) increased with increasing seed-tuber weight, and reached 1.7 and 8.5 k€ ha⁻¹ for *D. alata* and *D. rotundata* respectively. Profit fell with delayed planting (reaching zero after 180 days) but especially rapidly when using large seed tubers. The use of improved planting material was always followed by a gain in profitability (**Figure 45c** and **Figure 45d**). This gain was much higher with higher seed-tuber weight and early planting (up to 0.5 and 3 k€ ha⁻¹ for *D. alata* and *D. rotundata* respectively). In both absolute and relative terms, profitability was always higher with *D. rotundata*. Indeed, the mean gains in profitability over the traditional planting dates were 30 and 40% for *D. alata* and *D. rotundata* respectively (data not shown).

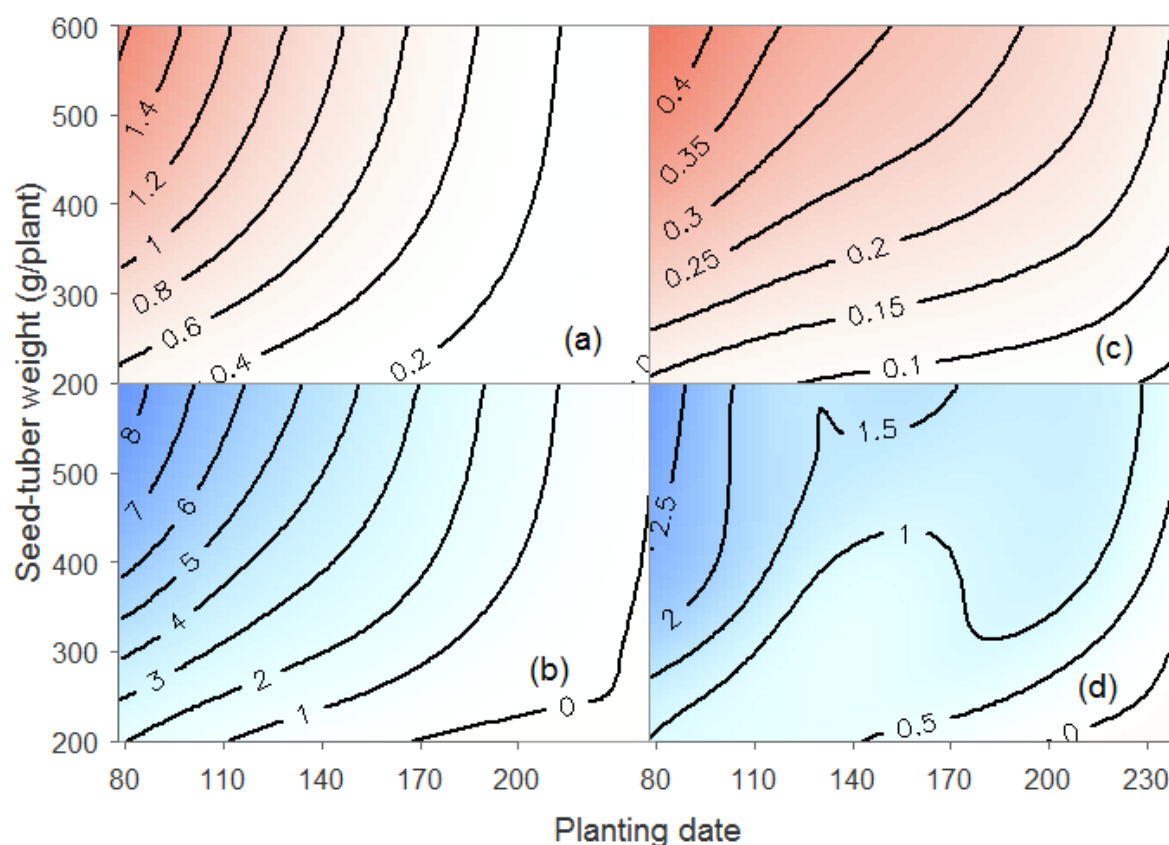


Figure 45. Profitability (k€ ha⁻¹) of the traditional cropping system for *D. alata* (a) and *D. rotundata* (b) and profitability improvement linked to the use of improved planting material for *D. alata* (c) and *D. rotundata* (d) as a function of planting date and seed-tuber weight. Contour lines represent level of equal profitability (a and b) and profitability improvement (c and d).

6.4. Discussion

6.4.1. Model performance

The best model (i.e. the potato model) assumed a combined effect of temperature and photoperiod on growth during the vegetative phase but an effect of temperature alone during the tuberization phase. Within the range of the experimental data, this individual plant model provided a good estimate (low RMSE and high correlation with observed data) of the growth stage duration and of the plant yield for both species. Cardinal temperatures of *D. alata* were similar to those found by other authors: i.e. the minimum, optimum and maximum temperature in the current study were 11.1, 19.3 and 29.1°C against 12.3, 19.7 and 32.5°C in the study of Marcos *et al.* (2009). The corresponding values during the vegetative phase were 10.4, 26.8 and 42.6°C, as against 17.2, 28.3 and 42.3°C. For *D. rotundata*, there is only one study available estimating the cardinal temperatures over the entire growth period (Ile *et al.* 2007), in which 12°C was found to be the minimum temperature and 25.8 and 27.5°C the optimum temperature. The same authors set the maximum temperature as being equal to that of cassava (i.e. 42°C). Results of the current study were in the same range.

Both species showed a response of growth stage durations to photoperiod characteristic of short-day plants. The critical photoperiod threshold for *D. alata* was close to that found by Marcos *et al.* (2007) during the vegetative phase (i.e. 12.7 against their 12.8h). Because of methodological differences in the estimation of the critical photoperiod, the results found by Ile *et al.* (2007) for *D. rotundata* are not comparable. The photoperiod sensitivity of *D. alata* was much greater than that of *D. rotundata*. The high sensitivity of *D. alata* is in accordance with the result of Marcos *et al.* (2009) and the common practices in the Caribbean, where *D. alata* cannot be grown out season, while *D. rotundata* can.

The observed and simulated influence of seed-tuber weight on the plant yield were considerable important for both species (i.e. δ of 0.0060 and 0.0069, indicating a 56 and 58% yield increase, for *D. alata* and *D. rotundata* respectively for seed-tuber weights ranging from 250 to 550 g). This result for *D. rotundata* is in agreement with previous studies (Onwueme 1972, Nwoke *et al.* 1973, Oriuwa and Onwueme 1980). For *D. alata* this important effect of seed-tuber weight up to 550g was not observed either by Ferguson (1973) or by Cornet *et al.* (submitted) who found no substantial benefit of increasing seed-tuber weight beyond 400g. This discrepancy could be explained by some confounded effects. Because we used entire seed tubers from the previous cropping season, the smaller seed tubers may have come from weaker plants. So the observed detrimental effect of smaller seed-tuber weight may have been confounded with lower quality tubers from previous cropping season (i.e. lower nutrient or dry matter proportion).

6.4.2. Simulation of yam plant growth and development

At traditional planting dates, emergence occurs at a time of increasing daylength. Within this period of emergence, the vegetative phase took place during a warmer period than the tuberization phase. Since the cardinal temperatures of both species are lower for the vegetative phase than for the tuberization phase, a shift in the planting date towards a cooler period (May-June) could lead to improved yields for low-photoperiod-sensitive cultivars in irrigated cropping systems. A trial of off-season yam production was carried out in a farmer's field at inland valley in Niger state, Nigeria (Shiwachi *et al.* 2008). In their study the tested cultivars belonged to *D. alata* and gave a low yield, for which no explanation was offered. In the future, the use of low-photoperiod-sensitive cultivars of *D. rotundata* could be a solution.

The minimum lengths of both vegetative and tuberization growth phases ($1/r_x$) were shorter for *D. alata* than for *D. rotundata*, in accordance with current knowledge of yam physiology (Orkwor *et al.* 1998, Sartie *et al.* 2012). Values of r_x for *D. alata* were in agreement with a previous study (Marcos *et al.* 2009). Despite shorter minimum vegetative phase ($1/r_x$), *D. alata* always had a longer simulated vegetative phase than *D. rotundata*. This could be explained by its higher sensitivity to photoperiod, which delayed tuber initiation when daylengths were greater than the critical photoperiod threshold. While the tuberization growth stage of both species is constant for planting dates until the end of June, the duration of the vegetative stage decrease asymptotically until reaching a minimum for planting dates in July. The decreasing duration of the vegetative phase with delayed planting is explained by the influence of both the photoperiod and the temperature. Later on, a sudden decrease in the duration of the vegetative and tuberization phases respectively after emergence dates of 265 and 175 days respectively was observed because the model imposes a limitation prohibiting growth beyond the onset of the dry season.

Within the range of the experimental data and for a mean seed-tuber weight of 400 g, the yield improvement due to the use of improved planting material was always more than 18% and could reach up to 40% depending on the species and the planting date. While looking at the influence of both planting date and seed-tuber weight, the yield improvement associated with improved practices varied between 0.3 and 1.4 t of tuber dry matter per hectare for *D. alata* and 0.4 and 2.8 for *D. rotundata*.

The yield advantage of *D. rotundata* over *D. alata* was complemented by its much higher selling price (up to three times). This was obvious while looking at the profitability of both species (up to 1.7 and 8.5 k€ for *D. alata* and *D. rotundata* respectively in traditional cropping systems). Despite the higher cost of increasing seed-tuber weight, the use of larger seed tubers was also profitable. This benefit decreased with delayed planting. The substantial advantage of

increasing seed-tuber weight, up to more than 600 g, may explain the lack of adoption of some innovative technique (e.g. minisets). For the traditional planting dates, the use of improved planting material enhanced the simulated profitability, on average, by 30 and 40 % for *D. alata* and *D. rotundata* respectively. For *D. rotundata*, the large seasonal price fluctuation made the contour lines of the profitability gain more complex. Linking the model with a market information system could help the farmer to choose the best options before planting and at harvest regarding the possibility of storing the crop. Moreover the model could also be used as a decision-support tool for farmers, allowing them to choose the best seed-tuber weight, depending on the species and the planting date. Finally, the model helps to shed new light on a farming practice which, at first glance, seems surprising to agronomists. The very low planting densities traditionally practiced in West Africa allow for an optimal plant development, free from competition, leading to maximization of individual plant yield. The deliberate choice to favour individual plants rather than yield per unit land is due to consumer preferences for large tubers which fetch higher prices.

At present there are many projects in West Africa for improved yam seed-tuber production, although they focus on clean (healthy) seed yam production (WECARD 2011, DFID 2014, IITA 2014). The current study shows that ongoing development projects on improved yam planting material could have greater impact if seed-tuber healthiness, size and physiological age are all tackled together. Moreover, seed-tuber production systems could also control varietal purity, another well-known source of variability in vegetatively propagated root and tuber crops (Elias *et al.* 2001, Chair *et al.* 2010).

The use of this model is restricted to West African cropping systems where no competition occurs between neighbouring plants. Higher density cropping systems (e.g. as in the Caribbean) are likely to be subject to some interplant competition that will reduce the individual plant yield. In order to extend the range of validity of the model, further work is necessary, especially to consider the potentially more profitable out-of-season cropping.

Acknowledgments

We thank M. Sodanhoun, C. Adiba, D. Damissi and J. Lawson E. for field assistance and data acquisition, Dr R. Bonhomme for helpful comments on the manuscript, and A. Scaife for English revision.

Conclusions et perspectives

La problématique centrale de ce travail de thèse était de quantifier et de comprendre la variabilité individuelle du rendement par plante au sein d'une culture d'igname. En effet, les niveaux de variabilité couramment observés chez l'igname compromettent la compréhension du fonctionnement de la culture et les tentatives d'intensification. Ce travail d'acquisition de connaissances est donc un préalable indispensable à l'amélioration de la conduite de cette plante orpheline, dont la culture traditionnelle en Afrique de l'Ouest par défriche-brûlis est condamnée à moyen terme.

Afin d'aborder cette problématique, une série de 11 expérimentations ont été conduites durant quatre années sur deux sites au Bénin avec deux variétés représentatives des deux espèces les plus cultivées en Afrique de l'Ouest, *D. alata* et *D. rotundata*. Ces expérimentations ont permis d'acquérir des données aussi bien sur la croissance et le développement de la plante que sur son architecture et sa physiologie. Les résultats de ces expérimentations, ainsi que les variables environnementales qui leur sont associées ont été rassemblés dans un jeu de données cohérent, qui constitue un outil unique de réflexion et d'analyse.

La caractérisation de la variabilité inter-plante

En premier lieu, ce travail a permis de quantifier l'importante variabilité de taille et de rendement entre plantes d'igname d'une même parcelle. Cette variabilité est étonnante compte tenu des faibles densités pratiquées (moins d'une plante par m²) et de l'isolement spatial que confère la butte. Sur les quatre années et les deux sites d'expérimentation, les coefficients de variation observés étaient toujours supérieurs à 40%, alors qu'ils atteignent rarement 20% chez la pomme de terre. Dans toutes nos expérimentations, le coefficient d'asymétrie de Lorenz indique que la distribution des tailles et des rendements entre plantes est éloigné de la normale, et que la variabilité est due à une forte contribution d'une minorité d'individus de tailles importantes.

Autre fait marquant, un même niveau de variabilité est observé pour des plantes isolées ou en culture ; ceci atteste qu'aux densités couramment pratiquées en Afrique de l'Ouest la variabilité n'est pas imputable à la compétition.

Enfin, ces premiers résultats ont montré que la variabilité apparaît dès les premiers stades (moins d'un mois après émergence), ce qui confirme notre hypothèse initiale.

Les causes de la variabilité

L'observation des dates individuelles d'émergence a permis de montrer qu'au cours des quatre années d'expérimentation, il fallait en moyenne 67 jours pour que 90% des plantes émergent, contre 10 à 20 jours pour la pomme de terre. La variabilité des dates d'émergence est donc une cause importante de la structuration précoce de hiérarchies de taille et de rendement entre plantes : plus l'émergence d'une plante est précoce, plus la tubérisation est initiée rapidement, et plus le rendement final est élevé. Or, la date d'émergence dépend avant tout de la « qualité du semenceau » : son âge physiologique et son contenu en nutriments. Malheureusement, cette qualité de semenceau n'est pas connue dans le cadre des systèmes de culture traditionnels. En effet, compte tenu des conditions de récolte et de stockage, il n'est pas possible lors de l'achat de semenceaux en milieu paysan d'en connaître ne serait-ce que l'âge physiologique. En revanche, nous avons démontré que la qualité du semenceau peut être affectée par des pratiques culturales mesurables (date de plantation, prégermination, taille du semenceau), et que son expression peut être mesurée indirectement durant les premiers stades de croissance (émergence, nombre de tiges, présence de cataphylles). Sur la base de nos observations, les variables impliquées dans la variabilité des composantes du rendement ont été rassemblées au sein d'un modèle graphique de type réseau bayésien. Leurs effets directs et indirects sur les composantes du rendement individuel ont ainsi pu être identifiés et quantifiés. L'utilisation des réseaux bayésiens nous a permis, dans un premier temps, de rechercher la meilleure structure expliquant les données observées (réseau de relations directes et indirectes) et, dans un deuxième temps, de quantifier ces relations.

L'analyse des résultats confirme, pour les deux espèces d'igname, l'influence des pratiques à la plantation (date de plantation et prégermination) et de la date d'émergence sur les composantes du rendement de l'igname. Cependant, les résultats ont abouti à des réseaux de relations de dépendance différents selon l'espèce. Ainsi, nous avons pu mettre en évidence un effet quantitatif positif du nombre de nœuds portant des cataphylles sur le poids moyen en tubercule par plante de *D. rotundata*. Puisque les cataphylles ne participent pas directement à la croissance de la plante, nous émettons l'hypothèse que leur émission reflète la durée de la phase d'hétérotrophie pendant laquelle la jeune plante se nourrit principalement du semenceau. Ces cataphylles pourraient donc être un indicateur indirect de la qualité relative du semenceau via la durée de la phase hétérotrophe. Plus le semenceau contient de ressources facilement mobilisables, plus longtemps la jeune plantule s'en nourrira, et plus sa croissance initiale sera avantagée comparativement à

celle issue d'un semenceau de moins bonne qualité. L'absence de cataphylles chez *D. alata* ne permet pas d'établir de comparaison entre les espèces à ce niveau.

Les deux espèces montrent un effet positif de la taille du semenceau sur le rendement de la plante, mais dans le cas de *D. alata*, cet effet doit être nuancé. En effet, dans l'expérimentation sur les réseaux bayésiens, l'effet de la taille du semenceau, présent initialement, est éliminé après l'étape d'ajustement du modèle contre le surapprentissage (Chapitre 4). A l'opposé, on observe un effet important de la taille du semenceau chez *D. alata* dans le cadre des expérimentations sur la modélisation (Chapitre 6). Cette contradiction apparente s'explique par le type de matériel utilisé et les distributions de poids de tubercules différents entre expérimentations. Dans le cas des réseaux bayésiens, les poids moyens de semenceaux étaient élevés et peu variables ; aucun effet n'est donc observé dans le réseau bayésien final. En revanche, les expérimentations menées en 2006 et en 2007 à Glazoué présentent une plus grande variabilité et de plus petits semenceaux. Ces petits semenceaux sont susceptibles de provenir des plantes les moins vigoureuses de la culture précédente, introduisant ainsi un mélange d'effet (taille et qualité). En regroupant les deux types de population, et compte tenu du manque de flexibilité de la relation utilisée, l'effet du poids du semenceau apparaît artificiellement élevé dans le modèle développé au Chapitre 6. Nous retiendrons ici que l'effet de la taille du semenceau est important pour *D. rotundata* pour toute la gamme de poids étudiée (200-400 g), alors que pour *D. alata*, son influence est susceptible d'être négligeable au-delà de 400 g.

Le Chapitre 6 a permis, via la modélisation de la croissance et du développement à l'échelle de la plante, de démontrer que l'effet négatif de la date d'émergence est lié à la sensibilité à la photopériode et aux températures moyennes journalières. En effet, aux dates de plantations classiques, plus l'émergence est tardive, plus les conditions environnementales (température et photopériode) sont favorables à l'initiation de la tubérisation. Or, l'entrée en phase rapide de tubérisation coïncide avec le maximum de développement foliaire : donc, plus vite le tubercule est initié, moins la plante a eu le temps de développer son couvert. Les plantes émergées tardivement ont donc moins de surface foliaire permettant le remplissage du tubercule. Le modèle développé explique bien cette influence négative des dates d'émergence sur la tubérisation et le rendement, observée dans le Chapitre 3 ; ce qui confirme notre troisième hypothèse. Les températures cardinales et les seuils de photopériode critique identifiés dans le modèle, complètent les informations, indisponibles pour *D. rotundata*. Il ressort de cette modélisation que *D. rotundata* est beaucoup moins sensible à la photopériode que *D. alata*.

Les conséquences agronomiques et économiques pour l'agriculteur

Pour l'agriculteur, la conséquence principale de la variabilité, est une perte directe de rendement. Les observations ainsi que la modélisation montrent clairement que les plantes émergées plus tardivement, ou issues de semenceaux de moins bonne qualité, auront une croissance réduite, une tubérisation initiée trop rapidement et au final, un rendement plus faible. En l'absence de compétition, cette perte de rendement chez l'igname n'est pas corrigée par un éventuel effet compensatoire comme cela s'observe pour la majorité des grandes cultures ; il s'agit donc bien d'une perte de rendement directe comme nous l'avons envisagé avec notre dernière hypothèse. En tenant compte uniquement de la variabilité de la date d'émergence et de l'influence du poids du semenceau, les simulations réalisées avec le modèle-plante permettent d'estimer cette perte de rendement entre 0,3 et 1,4 pour *D. alata* et entre 0,4 et 2,8 tonnes de matière sèche de tubercules par hectare pour *D. rotundata*, en fonction de la date de plantation et de la taille du semenceau. Cela correspond donc à une perte moyenne de 22 et 27% de rendement pour *D. alata* et *D. rotundata* respectivement.

A cette perte de rendement s'ajoute, pour *D. rotundata*, une perte de profit. En effet, le prix de vente en Afrique de l'Ouest dépend du calibre, et les faibles rendements individuels se traduisent en conséquence par un prix de vente inférieur. En tenant compte de l'ajustement des prix en fonction du calibre et de la saison, les simulations réalisées montrent que cette perte de profit est en moyenne de 0,5 k€ ha⁻¹ pour *D. alata* et de 3 k€ ha⁻¹ pour *D. rotundata*, soit 30 et 40% de perte de profit, respectivement.

Enfin, même si elles n'ont pas été étudiées durant ce travail, il est probable que la variabilité provoque également des pertes indirectes. A titre d'exemple, les plantes émergées tardivement conduisent à un couvert tardif et moins vigoureux, permettant aux plantes adventices de se développer plus facilement : le nombre et l'intensité des sarclages sont donc susceptibles d'augmenter avec la variabilité.

Les conséquences pour la recherche agronomique

L'importante variabilité observée chez l'igname questionne le travail de recherche, que ce soit au moment de concevoir une innovation technique ou d'en analyser et d'en interpréter les résultats. Sachant que l'émergence s'étale sur plus de deux mois, comment, par exemple, concevoir un même traitement à appliquer uniformément à des plants d'âge et parfois de stade très différents ? On imagine assez bien qu'une fertilisation azotée apportée en cours de phase végétative favorisera le développement d'un couvert important et permettra ensuite un meilleur rendement. En revanche, si la fertilisation est appliquée en début de tubérisation, l'effet est moins évident et peut même se révéler négatif, en retardant la tubérisation. Or, compte tenu de la variabilité mesurée à l'échelle de la parcelle, il est fortement probable que les deux stades de développement se côtoient selon les plantes. Dans ces conditions, il devient difficile d'imaginer une innovation technique efficace en utilisant du matériel de plantation traditionnel.

En partant du même exemple de fertilisation, il est possible d'illustrer les difficultés d'analyse et d'interprétation des résultats. En effet, comment évaluer l'efficacité d'un traitement sur la base de sa moyenne, lorsque les effets peuvent être différents voire contradictoires d'une plante à l'autre. De plus, la forte variabilité génère des écart-types importants qui ont tendance à masquer les effets étudiés ; aussi, les analyses classiques de variance permettent difficilement de dégager des effets significatifs. Enfin, l'utilisation du coefficient d'asymétrie de Lorenz pour étudier la structure de la variabilité entre individus a clairement montré que les distributions de taille de plante ou de rendement s'éloignaient de la loi normale. En termes d'analyse statistique, cela implique l'utilisation de méthodes alternatives aux ANOVA, souvent plus complexes et moins accessibles (transformation de variable, modèle mixte linéaire généralisé...).

Le développement d'outils pour l'étude des systèmes de culture à base d'igname

Durant ce travail de thèse, plusieurs méthodes et outils ont été mis au point. Ces outils sont génériques et leur utilisation dépasse le cadre de la thèse. Ainsi, nous avons montré que les réseaux bayésiens, peu utilisés en agronomie, permettent de représenter un système complexe de telle façon que la compréhension et l'analyse du système en est facilitée, même pour un néophyte. Leur application aux deux espèces majeures d'igname offre un cadre de réflexion idéal sur les interactions entre pratiques agronomiques, croissance initiale et composantes du rendement. Les graphes orientés permettent ainsi de mieux comprendre la physiologie des ignames et d'en dégager des opportunités pour l'amélioration des systèmes de culture à base d'igname : par

exemple, (i) l'utilisation d'une mesure de l'étalement de l'émergence pour estimer l'efficacité de différentes techniques de production de semenceaux d'âges physiologiques homogènes, ou (ii) l'utilisation du nombre de cataphylles comme indicateur de la qualité du semenceau et de la date de passage à l'autotrophie.

Les modèles allométriques et linéaires développés dans le Chapitre 5 permettent l'estimation indirecte de variables clés, indispensables aux analyses de croissance de l'igname. Cette mise au point méthodologique est d'autant plus importante sur igname, qu'il n'existe aucune relation allométrique publiée permettant une estimation fiable de ces variables et que le matériel permettant leur mesure reste coûteux. Ainsi, un modèle linéaire spécifique à chaque espèce, permet l'estimation de la biomasse sèche en feuille (LM, g m⁻²) ou en tige (SM, g m⁻²) à partir de la surface foliaire (LA, m² m⁻²) :

- $LM_{D. rotundata} = 48,81 LA,$
- $LM_{D. alata} = 57,52 LA,$
- $SM_{D. rotundata} = 7,83 + 34,40 LA$
- $SM_{D. alata} = 42,08 LA$

De même, un modèle allométrique commun aux deux espèces d'igname permet l'estimation non destructive de la surface foliaire à l'échelle de la feuille (A, cm²) à partir de mesures de la largeur maximale du limbe (W, cm) et L sa longueur maximale (L, cm) : $A = 0,74(W^2 L)^{1,94}$.

Cette étude a permis également la mise au point d'un modèle de croissance et de développement à l'échelle de la plante ; le modèle intègre l'effet de la taille du semenceau et de la date de plantation. Ce modèle permet de mieux comprendre la physiologie de la plante et notamment sa sensibilité aux températures moyennes et à la photopériode. Il s'agit donc d'un outil fiable pour étudier la croissance et le développement de la plante, et sa variabilité. Cependant, le modèle n'intègre pas les événements et les facteurs pouvant affecter la croissance et le développement de la plante au-delà des premiers stades (nutrition azotée, plasticité phénotypique, rapport carbone-azote...). L'étude de l'influence de ces facteurs sur la variabilité résiduelle, non expliquée par le modèle, devrait permettre d'améliorer le modèle et d'augmenter sa généralité.

Enfin, ce modèle peut servir d'outil d'aide à la décision pour les acteurs du développement agricole en Afrique de l'Ouest. Le lien avec l'évolution des prix sur le marché permet de réfléchir aux choix des tailles de semenceaux en fonction de la variété et de la date de plantation. La mise

en évidence de l'influence de la température, de la photopériode et de la saison sèche, permet de réfléchir aux possibilités de désaisonnaliser la culture.

Perspectives pour la filière igname en Afrique de l'Ouest

Pour la culture d'igname en Afrique de l'Ouest, les conséquences agronomiques et économiques de la variabilité de la croissance et du développement entre plantes d'une même parcelle, plaident en faveur du développement d'une filière de production de semenceaux de qualité. L'IITA et les agences de développement locales travaillent déjà en ce sens, mais à l'heure actuelle, l'accent est surtout mis sur la production de semenceaux sains (indemnes de maladie). La présente étude permet de souligner l'importance de l'âge physiologique et du contenu en nutriments du matériel de plantation. Le modèle-plante développé permet de quantifier le gain attendu de la prise en compte de ces variables lors de la création de cette filière. Les résultats obtenus soulignent également l'importance de la taille des semenceaux ; or, la plupart des techniques de multiplication envisagées actuellement (bouturage de tige, miniset) visent la production de semenceaux de 100 à 200g. Compte tenu des résultats obtenus ici, et de l'objectif affiché par l'agriculteur de produire de gros tubercules, ce calibre de semenceau paraît être insuffisant. Une étude technico-économique des différentes techniques de production de semenceaux, incluant le bénéfice de la première année de production, permettrait de choisir le poids optimal. Durant les phases de mise au point de cette filière, l'observation des cataphylles chez *D. rotundata* pourrait permettre une estimation indirecte de la qualité (en termes de ressources disponibles) des semenceaux.

A partir du modèle-plante développé, il devrait être possible de sélectionner les cultivars de *D. rotundata* en fonction de leur sensibilité à la photopériode. Ces cultivars pourraient permettre une culture d'igname hors saison en zone irrigable, comme dans les plaines de la vallée du fleuve Niger au Nigéria par exemple. Les premiers essais de ce type ont donné de faibles rendements, mais ils impliquaient des variétés de *D. alata* qui, comme nous l'avons vu, présentent une plus grande sensibilité à la photopériode.

Perspectives pour une meilleure compréhension de l'écophysiologie des ignames

Afin de permettre l'étude du fonctionnement de la culture à partir de matériel de plantation traditionnel, nous proposons l'utilisation du concept de cohorte (groupe d'individus caractérisé par un même stade phénologique) qui permet de travailler sur des individus similaires en l'absence de compétition. L'utilisation de la date d'émergence et de la taille du semenceau permet de définir des cohortes d'individus homogènes. L'analyse de ce type d'expérimentation à l'aide de modèles mixtes linéaires généralisés permettrait de travailler sur des distributions non-normales.

L'ensemble des résultats acquis ici sont généralisables aux systèmes de culture traditionnels de la sous-région. En revanche, l'utilisation de plus fortes densités de plantation ailleurs dans le monde (Asie, Caraïbe) est susceptible d'introduire de la compétition entre plantes. Pour répondre aux enjeux de sécurité alimentaire et d'augmentation de la pression démographique, il est probable que les systèmes traditionnels ouest-africains, en cours de sédentarisation, voient leur densité de plantation augmenter afin d'optimiser le rendement surfacique. L'étude de la compétition entre plantes d'ignames à plus forte densités reste alors à réaliser.

Bibliographie

- Akaike H. 1973. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716-723.
- Akoroda M.O. 1984. Variability, repeatability, character correlation and path coefficient analyses in yellow yam. *Theoretical and Applied Genetics* 69: 217-221.
- Alcoy A.B., Garcia A.G., Baldos D.P., Robles R. P., Cuyno R.V. 1993. Influence of planting material and time of harvest on plant to plant yield variability of Sweet Potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam). *Philippine Journal of Crop Science* 18: 187-193.
- Amagbeto K., Asiedu R., Bokanga M., Cardwell K., Carsky R.J., Chikoye D., Hughes J., Manyong V.M., Meerma J.C.N., Mignouna H.D., Ng N.Q., Ng S.Y., Okoe S.N., Nottle C., Soyinka S.A.C., Tian G., Vernier P., Wanyera N.M.W. 2000. Improving yam-based systems. Annual Report, IITA, Ibadan, Nigeria.
- Angus J. F., Mackenzie D. H., Morton R., Schafer C. A. 1981. Phasic development in field crops II. Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Research* 4: 269-283.
- Asadu C. L. A., Akamigbo F. O. R., Ezumah H. C., Nweke F. I. 1990. The characterization of selected yam-growing soils in southeastern Nigeria. II. Chemical and mineralogical properties. *Nigerian Agricultural Journal* 24: 71-86.
- Asiedu R., Sartie A., 2010. Crops that feed the World 1.Yams. Yams for income and food security. *Food Security* 2: 305-315.
- Austin P., Tu, J. 2004. Bootstrap methods for developing predictive models. *The American Statistician* 58: 131-137.
- Ayensu E.S. 1972. Anatomy of Monocotyledon. Vi Dioscoreales, Oxford University Press.
- Babiyak M.A. 2006. What you see may not be what you get: a brief, nontechnical introduction to overfitting in regression-type models. *Psychosomatic Medicine* 66: 411-421.
- Bendel R.B., Higgins S.S., Teberg J.E., Pyke D.A. 1989. Comparison of skewness coefficient, coefficient of variation, and Gini coefficient as inequality measures within populations. *Oecologia* 78: 394-400.

- Black J.N., Wilkinson G.N. 1963. The role of time of emergence in determining the growth of individual plants in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 14: 628-638.
- Bradu D., Mundlak Y. 1970. Estimation in lognormal linear models. *Journal of the American Statistical Association* 65: 198-211.
- Bricas N., El Moussahoui N., Kayode P., Nindjin C., Orkwor G. Et Hounhouigna J. 2003. La consommation et les critères de qualité des ignames dans les villes du Bénin, de Côte d'Ivoire et du Nigeria. In *Post-récolte et consommation des ignames : réduction des pertes et amélioration de la qualité des produits pour les marchés africains*, Cerna-UNB, 16 au 20 juin, Cotonou, Bénin.
- Buckley H.L., Damgaard C. 2012. Lorenz.R: R code for drawing sample Lorenz curves and to calculate Gini Coefficients and Lorenz Asymmetry Coefficients [Computer program].
- Burnham K. P., Anderson D. R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261-304
- Campbell J.S., Chukwueke V.O., Teriba F.A., Ho-A-Shu, H.V.S. 1962. Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.) II. Growth period and out-of-season production. *Empire Journal of Experimental Agriculture* 30: 232-238.
- Castañera M.B., Aparicio J.P., Gürtler R.E. 2003. A stage-structured stochastic model of the population dynamics of *Triatoma infestans*, the main vector of Chagas disease. *Ecological Modelling* 162: 33-53.
- Caviglia O.P., Melchioria R.J.M., 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research* 122: 131-139.
- Chair H., Cornet D., Deu M., Baco M.N., Agbangla A., Duval M.F., Noyer J.L. 2010. Impact of farmer selection on yam genetic diversity. *Conservation Genetics* 11: 2255-2265.
- Chatterton N. J., Lee D.R., Hungerford W.E. 1972. Diurnal change in specific leaf area weight of *Medicago sativa* L. and *Zea mays* L. *Crop Science* 12: 576-578.
- Clairon M., Zinsou C. 1980. Etude de plantations échelonnées d'igname *Dioscorea alata* cv. Lupias: effet du vieillissement du tubercule sur la croissance et le développement de la plante. In *Séminaire international*, INRA, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

- Clifford D., Cressie N., England, J. R., Roxburgh S. H., Paul K. I. 2012. Correction factors for unbiased, efficient estimation and prediction of biomass from log-log allometric models. *Forest Ecology and Management* 310: 375-381.
- Cooper C. S., Qualls M. 1967. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes. *Crop Science* 7: 672-673.
- Copeland E. B. 1916. Growth phenomena of *Dioscorea*. *Philippine Journal of Crop Science* 11: 227-41.
- Cornet D., Amadji F., Dossou R.A., Maliki R., Vernier P. 2005a. Intérêts des légumineuses herbacées pour une production durable d'igname en Afrique de l'Ouest. In *Proceedings of the forty first annual meeting of the Caribbean Food Crops Society* (Farant M., Anais G., Ozier-Lafontaine H., Zebus M.F., Diman J.L., Hammouya D., eds.), CFCS, Guadeloupe, French West Indies.
- Cornet D., Hammouya D., Bonhomme R. 2005b. Importance of yam crop physiology studies for a better use of chemical manure. In *Proceedings of the forty first annual meeting of the Caribbean Food Crops Society* (Farant M., Anais G., Ozier-Lafontaine H., Zebus M.F., Diman J.L., Hammouya D., eds.), CFCS, Guadeloupe, French West Indies.
- Cornet D., Vernier P., Amadji F., Asiedu R. 2006. Integration of yam in cover crop-based cropping system: constraints and potential. In *Roots and tubers for sustainable development: issues and strategies. Proceeding of the 14th triennial symposium of ISTRC* (CTCRT, ed.), Thiruvananthapuram, India.
- Cornet D., Sierra J., Bonhomme R. 2007. Characterization of the photosynthetic pathway of some tropical food yams (*Dioscorea* spp.) using leaf natural ¹³C abundance. *Photosynthetica* 45: 303-305.
- Cornet D., Sierra J., Tournebize R., Ney B. 2014. Yams (*Dioscorea* spp.) plant size hierarchy and yield variability: Emergence time is critical. *European Journal of Agronomy* 55: 100-107.
- Cornet D., Sierra J., Tournebize R. 2015. Assessing allometric models to predict vegetative growth of yams in different environments. *Agronomy Journal* 107(1) : 241-248.
- Cornet D., Sierra J., Tournebize R., Gabrielle B., Lewis F.I. 2014. Bayesian network modeling of early growth stages explains yam interplant yield variability in West Africa. Submitted to *Field Crops Research*.

- Coursey D.G. 1967. Yams. An account of the nature, origins, cultivation and utilisation of the useful members of the *Dioscoreaceae*. Longmans, Green and Co Ltd, London.
- Coursey DG. 1976. The origins and domestication of yams in Africa. In *Origins of African domestication* (Harlan JR., ed.), Mouton Publisher, The Hague, Nederland.
- Craufurd P.Q., Summerfield R.J., Asiedu R., Vara Prasad P. V. 2001. Dormancy in Yams. *Experimental Agriculture* 37: 147-181.
- Crawley M.J. 2007. The R book. Wiley, New York, USA.
- Damgaard C., Weiner J. 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*, 81(4): 1139-1142.
- Damgaard C., Weiner J., Nagashima H. 2002. Modelling individual growth and competition in plant populations: growth curves of *Chenopodium album* at two densities. *Journal of Ecology* 90: 666-671.
- Dansi A., Mignouna H. D., Zoundjekpon J., Sangare A., Asiedu R., Quin F. M. 1999. Morphological diversity, cultivar groups and possible descent in the cultivated yams (*Dioscorea cayenensis*/*D. rotundata*) complex in Benin Republic. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 371-388.
- Deaton M.L., Winebrake J.J. 2000. Modeling mobile source air pollution inventories. In *Dynamic Modeling of Environmental Systems* (Deaton M.L., Winbrake J.J., Eds.), Springer-Verlag, New York.
- Degras L. 1986. L'igname, plante à tubercule tropicale. Maisonneuve et Larose, Paris, France
- Den Dubbelden K. C., Verburg R. W. 1996. Inherent allocation patterns and potential growth rates of herbaceous climbing plants. *Plant and Soil* 184: 341-347.
- DFID 2014. Giving seed-yams the credit they deserve. Project CPP25. <http://r4d.dfid.gov.uk/PDF/Outputs/ResearchIntoUse/CPP25.pdf> (last accessed 21 March 2014).
- Diby L.N., Hgaza V.K., Tie T.B., Assa A., Carsky R., Girardin O., Frossard E. 2009. Productivity of yams (*Dioscorea* spp.) as affected by soil fertility. *Journal of Animal and Plant Sciences* 5(2): 494-506.

- Di Giusto B., Anstett M.C., Dounias E., Doyle B.M. 2001. Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 129: 367-375.
- Dognimeton S., Koutoua A., Sidiky B., Daouda D., Kouadio Y.J., Dago G. 2014. Can Kponan yam (*Dioscorea cayenensis*) full season tuber sprout if planted? *Journal of Agricultural Science and Technology, B*, 4: 312-320.
- Doku E.V. 1985. Production potentielle des principales plantes tropicales à racines et à tubercules. In *Plantes-racines tropicales : Culture et emplois en Afrique* (Terry E.R., Doku E.V., Arene O.B., Mahungu N.M., eds). IDRC, Ottawa, Canada.
- Dumont R. 1998. L'igname dans l'agriculture traditionnelle ouest-africaine. In *L'igname, plante séculaire et culture d'avenir* (Berthaud J., Bricas N., Marchand J.L., eds). Actes du séminaire international, 3-6 juin 1997, Cirad-Inra-Orstom-Coraf, Montpellier, France.
- Dumont R., Dansi A.A., Vernier P., Zoundjihèkpon J. 2005. Biodiversité et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest. Pratiques traditionnelles conduisant à *Dioscorea rotundata* Poir. Coll. Repères, CIRAD-IPGRI, Montpellier, France.
- Doumbia S., Tshiunza M., Tollens E., Stessens J. 2004. Rapid spread of the Florido yam variety (*Dioscorea alata*) in Ivory Coast. Introduced for the wrong reasons and still a success. *Outlook Agriculture* 33(1): 49-54.
- Elias M., Penet L., Vindry P., Mckey D., Panaud O., Robert T. 2001. Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Molecular Ecology* 10: 1895-1907.
- Ellison A.M., Rabinowitz D. 1989. Effect of plant morphology and emergence time on size hierarchy formation in experimental populations of two varieties of cultivated peas (*Pisum sativum*). *American Journal of Botany* 76(3): 427-436.
- Enyi B.A.C. 1973. Growth, development and yield of some tropical root crops. In *Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC* (Leakey C.L.A., ed.), IITA, Ibadan, Nigeria.
- FAO-ISRIC-ISSS 1998. World reference base for soil resources. World Soil Resources. Rep. No. 84. Rome, Italy.
- FAOSTAT 2014. <http://faostat.fao.org/> (last accessed 10.09.14).

- Fayaud B., Coste F., Corre-Hellou G., Gardarin A., Dürr C. 2014. Modelling early growth under different sowing conditions: A tool to predict variations in intercrop early stages. *European Journal of Agronomy* 52: 180-190.
- Ferguson T. U., Haynes P. H., Springer B. G. F. 1969. A study of variability in yams (*Dioscorea* spp.). In *Caribbean Food Crops Society*, Vol. 6, 50-58, University of the West Indies, St Augustine, Trinidad.
- Ferguson T. U. 1973. The effect of sett characteristics and spacing on growth, development and yield of yams (*Dioscorea* spp). PhD Thesis, the University of the west Indies St Augustine, West Indies.
- Ferguson T. U., Gumbs F.A. 1976. Effect of soil compaction on leaf number and area, and tuber yield of White Lisbon yam. In *Proceedings of the 4th International Symposium of the ISTRC* (Cock J., Macintyre R., Graham M., eds.), CIAT, Cali, Colombia.
- Firestone S.M., Lewis F.I., Schemann K., Ward M.P., Toribio J.A.L.M.L., Dhand N.K. 2013. Understanding the associations between on-farm biosecurity practice and equine influenza infection during the 2007 outbreak in Australia. *Preventive Veterinary Medicine* 110: 28-36.
- Flach M. 1979. Ecological competition among the main moisture rich starchy staples in the tropics and subtropics. In *Proceedings of the 5th International Symposium of the ISTRC* (Belen E.H., Villanueva M., eds.), ViSCA, Los Banos, Laguna, Philippines.
- Friedman N., Goldszmidt M., Wyner A., 1999. Data analysis with Bayesian networks: a bootstrap approach. In *Proceedings of the Fifteenth Conference on Uncertainty in Artificial Intelligence* (Kaufmann M., ed.), San Francisco, USA.
- Friedman N., Koller D. 2003. Being Bayesian about network structure. A Bayesian approach to structure discovery in Bayesian networks. *Machine Learning* 50: 95-125.
- George J. 1992. Leaf area estimation in dwarf white yam (*Dioscorea rotundata*) by linear measurements. *Journal of Root Crops* 18: 134-135.
- Gianoli E. 2002. Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology* 165: 21-26.
- Glasser, G. J. 1962. Variance formulas for the mean difference and coefficient of concentration. *Journal of the American Statistical Association* 57: 648-654.

- Goenaga R., Irizarry H. 1994. Accumulation and partitioning of dry matter in water yam. *Agronomy Journal* 86: 1083-1087.
- Groemping U. 2006. Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *Journal of Statistical Software* 17: 1-27.
- Gumbs F. A., Ferguson T. U. 1976. Effect on tuber yield of the exposure of yam to light. *Agronomy Journal* 68: 831-832.
- Harper J. L. 1977. Population biology of plants. London, Academic Press.
- Heckerman D., Geiger D., Chickering D.M. 1995. Learning Bayesian networks - The combination of knowledge and statistical data. *Machine Learning* 20: 197-243.
- Hgaza V.K., Diby L.N., Assa A., Ake S. 2010. How fertilization affects yam (*Dioscorea alata* L.) growth and tuber yield across the years. *African Journal of Plant Science* 4: 53-60.
- Hgaza V.K., Diby L.N., Tié T.B., Tschannen A., Aké S., Assa A., Frossard E. 2011. Growth and Distribution of roots of *Dioscorea alata* L. do not respond to mineral fertiliser application. *The Open Plant Science Journal* 5: 14-22.
- Hgaza V.K., Diby L.N., Oberson A., Tschannen A., Tié T.B., Sangakkara U.R., Aké S., Frossard E. 2012. Nitrogen use by yam as affected by mineral fertilizer application. *Agronomy Journal* 104: 1558-1568.
- Hunt R. 1982. *Plant Growth Curves*. London Great Britain: Edward Arnold Publisher.
- IITA, 2014. Project YIISWA: Yam improvement for income and food security in West Africa. <http://www.iita.org/web/yiifswa/home> (last accessed 21 March 2014).
- Ile E. I., Craufurd P. Q., Asiedu R., Battey N. H. 2007. Duration from vine emergence to flowering suggests a long-day or rate of change of photoperiod response in white yam (*Dioscorea rotundata* Poir.). *Environmental and Experimental Botany* 60: 86-94.
- Irvine F.R. 1969. West African Crops. Oxford University Press, U.K.
- James L.J. 1953. Study of the growth and development of yams - *Dioscorea alata* Linn. - in relation to planting methods. PhD Thesis, University of the West Indies, St Augustine, Trinidad.

- Johnson J. B., Omland K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- Johnston M., Onwueme I.C. 1998. Effect of shade on photosynthetic pigments in the tropical root crops: yam, taro, tannia, cassava and sweet potato. *Experimental Agriculture* 34: 301-312.
- Jourdan C., Chopart J.L. 1998. Methods for studying root systems in the field at CIRAD. In *Congrès Mondial des Sciences du Sol*, CIRAD, Montpellier, France.
- Justel, A., Peña, D., Zamar, R. 1997. A multivariate Kolmogorov-Smirnov test of goodness of fit. *Statistics and Probability Letters*, 35: 251-259.
- Kandiannan K., Kailasam C., Chandaragiri K. K., Sankaran N. 2002. Allometric model for leaf area estimation in black pepper (*Piper nigrum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science* 188: 138-140.
- Kayode G.O. 1984. Effects of sett size and spacing on tuber yield of white Guinea yam (*Dioscorea rotundata*) in the rainforest and savanna zones of Nigeria. *Experimental Agriculture* 20: 53-57.
- Kennedy D. 2003. Agriculture and the Developing World. *Science* 302: 357.
- Keisling T. C. 1982. Calculation of the length of day. *Agronomy Journal* 74: 758-759.
- Kleih U., Phillips D., Mignouna D., Ogbonna M., Siwoku, B. 2012. Nigeria – Scoping Yam Value Chain Analysis. In: *Yam Improvement for Income and Food Security in West Africa, Final Report*. IITA-NRI-NRCRI.
- Klemke T., Moll A. 1990. Model for simulation of potato growth from planting to emergence. *Agricultural Systems* 32: 295-304.
- Koivisto M., Sood K. 2004. Exact Bayesian structure discovery in Bayesian networks. *Journal of Machine Learning Research* 5: 549-573.
- Koller H. R. 1972. Leaf area-leaf weight relationships in the soybean canopy. *Crop Science*, 12: 180-181.
- Korb K.B., Nicholson A.E. 2004. Bayesian Artificial Intelligence. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, USA.

- Kpeglo K.D., Obigbesan G.O., Wilson J.E. 1982. Physiological studies on the white yam, *Dioscorea rotundata* Poir.: 2. Influence of plant age and leaf position on the translocation of assimilates. *Beitrage zur Tropischen Landwirtschaft und Veterinarmedizin* 20: 23-29.
- Lacointe A. 1984. Quelques aspects du comportement d'une plante tubérifère tropicale (igname) issue de la culture in vitro, en plantations échelonnées. Doctorat de 3ème cycle spécialité Physiologie Végétale, Université de Clermont II U.E.R. Sciences exactes et naturelles.
- Leith H. 1974. Purpose of a phenology book. In *Phenology and seasonality modelling* (Leith H., ed.), Chapman and Hall, London, UK.
- Lewis F.I., Mc Cormick B.J.J. 2012. Revealing the Complexity of Health Determinants in Resource-poor Settings. *American Journal of Epidemiology* 176: 1051-1059.
- Lewis F.I., Ward M.P., 2013. Improving epidemiologic data analyses through multivariate regression modelling. *Emerging Themes in Epidemiology* 10: 4-14.
- Lindeman R. H., Merenda P. F., Gold R. Z. 1980. Introduction to Bivariate and Multivariate Analysis. Glenview IL: Scott, Foresman.
- Lomax R.G, Hahs-Vaughn D.L. 2012. Statistical concepts: A second course for education and the behavioral sciences, Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Mahwah, NJ, USA.
- Lu H. Y., Lu C. T., Wei M. L., Chan L. F. 2004. Comparison of Different Models for Nondestructive Leaf Area Estimation in Taro. *Agronomy Journal* 96: 448-453.
- Mackay D.J.C. 1992. Bayesian interpolation. *Neural Computation* 4: 415-447.
- Mackerron D.K.L., Marshall B., Jefferies R.A. 1988. The distributions of tuber sizes in droughted and irrigated crops of potato. II. Relation between size and weight of tubers and the variability of tuber-size distributions. *Potato Research* 31: 279-288.
- Marcos J., Lacointe A., Tournebize R., Bonhomme R., Sierra J. 2009. Water yam (*Dioscorea alata* L.) development as affected by photoperiod and temperature: Experiment and modeling. *Field Crops Research* 111: 262-268.
- Marcos J., Cornet D., Bussière F., Sierra J. 2011. Water yam (*Dioscorea alata* L.) growth and yield as affected by the planting date: Experiment and modeling. *European Journal of Agronomy* 34: 247-256.

- Marnotte P. 1984. Influence des facteurs agro-écologique sur le développement des mauvaises herbes en climat tropical humide. In 7^{ème} colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, du 9 au 11 octobre 1984, Paris, France.
- Martin K.L., Hodgen P.J., Freeman K.W., Melchiori R., Arnall D.B., Teal R.K., Mullen R.W., Desta K., Phillips S.B., Solie J.B., Stone M.L., Caviglia O., Solari F., Bianchini A., Francis D.D., Schepers J.S., Hatfield J.L., Raun W.R. 2005. Plant-to-plant variability in corn production. *Agronomy Journal* 97: 1603-1611.
- Matsui A., Kanehara M. 2006. The Question of Prehistoric Plant Husbandry during the Jomon Period in Japan. *World Archaeology* 38: 259-273.
- McCarthy M. C., Enquist B. J. 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology* 21: 713-720.
- McConvell P. 1990. The Linguistic Prehistory of Australia: Opportunities for Dialogue with Archaeology. *Australian Archaeology* 31: 3-27.
- McKey D., Di Giusto B., Pascal L., Elias M., Dounias E. 1998. Stratégies de croissance et de défense anti-herbivore des ignames sauvages : leçons pour l'agronomie. In *L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad-Inra-Orstom-Coraf* (Berthaud J., Bricas N., Marchand J.L., eds.), CIRAD, 3-6 juin 1997, Montpellier, France.
- McKey D., Elias M., Pujol B., Duputié A. 2010. The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytologist* 186: 318-332.
- McKey D., Elias M., Pujol B., Duputié A. 2012. Ecological Approaches to Crop Domestication. In *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability* (Gepts P., Famula T.R., Bettinger R.L., Brush S.B., Damania A.B., McGuire P.E., Qualset C., eds), Cambridge University Press, New York, USA.
- Moody K., Ezumah H.C. 1974. Weed control in major tropical root and tuber crops, a review. *International Journal of Pest Management* 20: 292-299.
- Moorby J. 1970. The production, storage and translocation of carbohydrates in developing potato plant. *Annals of Botany* 34: 297-308.
- Mullen K., Ardia D., Gil D., Windover D., Cline, J. 2011. 'DEoptim': An R Package for Global Optimization by Differential Evolution. *Journal of Statistical Software* 40: 1-26.

- Müller I., Schmid B., Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3: 115-127.
- Nafziger E.D., Carter P.R., Graham E.E. 1991. Response of corn to uneven emergence. *Crop Science* 31: 811-815.
- Nash, J. E., Sutcliffe J. V. 1970. River flow forecasting through conceptual models part I - A discussion of principles. *Journal of Hydrology* 10: 282-290
- Naylor R.L., Falcon W.P., Goodman R.M., Jahn M.M., Sengooba T., Tefera H., Nelson R.J. 2004. Biotechnology in the developing world: a case for increased investments in orphan crops. *Food Policy* 29: 15-44.
- Needham C.J., Bradford J.R., Bulpitt A.J., Westhead D.R. 2007. A primer on learning in Bayesian networks for computational biology. *PLoS Computational Biology* 3: 1409-1416.
- Nelder J. A., Mead R. 1965. A simplex method for function minimization. *Computer Journal* 7: 308-313.
- Niklas K. J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews* 79: 871-889.
- Nin-Pratt A., Johnson M., Magalhaes E., You L., Diao X., Chamberlin J. 2011. Yield gaps and potential agricultural growth in West and Central Africa. IFPRI Research Monograph, Washington DC.
- Njoku J.E. 1963. The propagation of yams (*Dioscorea* spp.) by vine cuttings. *Journal of the West African Sciences Association* 8: 29-32.
- Njoku J.E., Oyolu C., Okonkwo S.N.C., Nwoke F.I.O. 1973. The pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. In *Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC* (Leakey C.L.A., ed.), IITA, Ibadan, Nigeria.
- Njoku J.E., Nwoke F.I.O., Okonkwo S.N.C. 1984. Pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. *Tropical Agriculture* 61: 17-19.
- Normand F., Lauri P. E. 2012. Assessing allometric models to predict vegetative growth of mango (*Mangifera indica*; Anacardiaceae) at the current-year branch scale. *American Journal of Botany* 99: 425-437.

- Nwinyi S.C.O. 1981. Preliminary evaluation of soils of the major yam growing areas in Nigeria. Report. NRCRI, Umudike, Imo State, Nigeria.
- Nwoke F.I.O., Njoku E., Okonkwo S.N.C. 1973. The effect of size of seed yams on yield of individual plants of *Dioscorea rotundata*. In *Proceedings of the 3rd International Symposium of the ISTRC* (Leakey C.L.A., ed.), IITA, Ibadan, Nigeria.
- Obigbesan G.O. 1977. Nutritional problems in Root Crops production. In *Proceedings of the first national seminar on root and tubers* (NRCRI, ed.), Umudike, Nigeria.
- O'Brien P.J., Allen E.J., Bean J.N., Griffith R.J., Jones S.A, Jones J.L. 1983. Accumulated day degrees as a measure of physiological age and the relationships with growth and yield in early potato varieties. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 101: 613-631.
- Ogbonna M.C., Korieocha D.S., Onyenobi V.O., Njoku S.C. 2011. Profitability of minituber seed yam production technique in south east agro-ecological zone: evidence from Abia state, Nigeria. *Journal of Agriculture and Social Research* 11: 113-119.
- Ohiri A.C., Nwokoye J.U. 1983. Soil physical and chemical properties suitable for yam (*Dioscorea rotundata*) production in southeastern Nigeria. In *Proceedings of the 6th International Symposium of the ISTRC* (Shideler F.S., Rincon H., eds.), CIP, Lima, Peru.
- Okezie C.E.A., Nwoke F.I.O., Okonkwo S.N.C. 1986. Field studies on the growth pattern of *Dioscorea rotundata* Poir. propagated by seed. *Tropical Agriculture* 63: 22-24.
- Okoli O. O., Opara M. U., Anyaoha C. O. 1999. Effect of seed weight on yield determinant, yield components and intra-plot variability in yield of yams (*Dioscorea* spp). *African journal of root and tuber crops* 3: 44-48.
- Olivier K. A., Konan K. N., Anike F. N., Agbo G. N., Dodo H. W. 2012. In vitro induction of minitubers in yam (*Dioscorea cayenensis*-*D. rotundata* complex). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 109: 179-189.
- Onwueme I.C. 1972. Influence of weight of the planted tuber on the vegetative performance of white yam (*Dioscorea rotundata*, Poir.) plants. *Nigerian Agricultural Journal* 9: 170-173.
- Onwueme I. C. 1973. The sprouting process in yam (*Dioscorea* spp.) tuber pieces. *Journal of Agricultural Science* 81: 375-379.

- Onwueme I.C. 1975. Influence of storage time on earliness of sprouting and tuberizing in *Dioscorea rotundata* yams. *Journal of Agricultural Science* 84: 503-5.
- Onwueme I.C. 1976. Performance of yam (*Dioscorea* spp.) setts planted without water. *Journal of Agricultural Science* 87: 413-415.
- Onwueme I.C. 1977. Field comparison of West African planting and harvesting practices in yam (*Dioscorea rotundata*): pre-sprouting, dry season planting, and double harvesting. *Journal of Agricultural Science* 88: 311-318.
- Onwueme I.C. 1978a. Sett weight effects on time of tuber formation and on tuber yield characteristics in water yam (*Dioscorea alata* L.). *Journal of Agricultural Science* 91: 317-9
- Onwueme I.C. 1978b. The tropical tuber crop: yams, cassava, sweet potato, cocoyams. John Wiley and sons, New York, USA.
- Onwueme I.C. 1979. Tuber physiology in yams (*Dioscorea* spp) and its agricultural implications. In *Proceedings of the 5th International Symposium of the ISTRC* (Belen E.H., Villanueva M., eds.), ViSCA, Los Banos, Laguna, Philippines.
- Onwueme I.C., Haverkort J.A. 1991. Modelling growth and productivity of yams (*Dioscorea* spp): Prospects and problems. *Agricultural Systems* 36: 351-367.
- Onwueme I.C., Charles W.B. 1994. Tropical root and tuber crops. Production, perspectives and future prospects. FAO, Rome, Italia.
- Onwueme I.C., Johnston M. 2000. Influence of shade on stomata density, leaf size and other leaf characteristics in the major tropical root crops, tania, sweet potato, yam, cassava and taro. *Experimental Agriculture* 36: 509-516.
- Oriuwa L.O., Onwueme I.C. 1980. Determining the optimum spacing and set weight for growing yam (*Dioscorea* spp.) without stakes. *Quarterly journal of International Agriculture* 19: 5-24.
- Orkwor G.C., Asiedu R., Ekanayake I.J. 1998. Food Yams: Advances in Research, IITA, Ibadan and NRCRI, Umudike, Nigeria.
- Patetsos E. 2001. Etude du comportement de quatre variétés d'igname *Dioscorea alata* en fonction de contraintes agropédoclimatiques différentes en Guadeloupe. M.Sc. Thesis. Ecole d'Agro-Economie Internationale, Cergy-Pontoise, France.

- Plummer M. 2003. JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling, In *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, March 20-22, Vienna, Austria.
- Pompelli M. F., Antunes W. C., Ferreira D. T. R. G., Cavalcante P. G. S., Wanderley-Filho H. C. L., Endres L. 2012. Allometric models for non-destructive leaf area estimation of *Jatropha curcas*. *Biomass and Bioenergy* 36: 77-85.
- Poon A.F.Y., Lewis F.I., Pond S.L.K., Frost S.D.W. 2007. Evolutionary interactions between N-linked glycosylation sites in the HIV-1 envelope. *PLoS Computational Biology* 3(1): e11.
- Poorter H., Niklas K. J., Reich P. B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193: 30-50.
- Porth I., Klapste J., Skyba O., Friedmann M.C., Hannemann J., Ehling J., El-Kassaby Y.A., Mansfield S.D., Douglas C.J. 2013. Network analysis reveals the relationship among wood properties, gene expression levels and genotypes of natural *Populus trichocarpa* accessions. *New Phytologist* 200: 727-742.
- Price K. V., Storn R. M., Lampinen J. A. 2006. *Differential Evolution - A Practical Approach to Global Optimization*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Pujol B., Mühlen G., Garwood N., Horoszowski Y., Douzery E.J.P., McKey D. 2005. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* 166: 305-318.
- Ravi V., Chowdhury R. S. 1989. A method for leaf area determination in *Dioscorea*. *Journal of Root Crops* 15: 45-48.
- R Development Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org> (last accessed 21 March 2014).
- Rebetzke G.J., Richards R.A., Fettell N.A., Long, M., Condon, A.G., Botwright, T.L. 2007. Genotypic increases in coleoptile length improves stand establishment, vigour and grain yield of deep-sown wheat. *Field Crops Research* 11: 10-23.
- Reddy V. R., B. Acock D. N. Baker, Acock M. 1989. Seasonal leaf area-leaf weight relationship in the cotton canopy. *Agronomy Journal* 81: 1-4.

- Rodriguez-Montero W., Hilger T.H., Leihner D.E. 2001. Effects of seed rates and plant populations on canopy dynamics and yield in the greater yam (*Dioscorea alata* L.). *Field Crops Research* 70: 15-26.
- Rousselle P., Robert Y., Crosnier J.C. 1996. La pomme de terre, production, amélioration, ennemis et maladies, utilisations. INRA-ITCF, Paris, France.
- Rykbost K.A., Locke K.A. 1999. Effect of Seed Piece Size on Performance of Three Potato Varieties in the Klamath Basin of Oregon. *American Journal of Potato Research* 75: 75-82.
- Sadras V., Bongiovanni R. 2004. Use of Lorenz curves and Gini coefficients to assess yield inequality within paddocks. *Field Crops Research* 90: 303-310.
- Sands P. J., Hackett C, Nix H. A. 1979. A model of the development and bulking of potatoes (*Solanum tuberosum* L). 1. Derivation from well-managed field crops. *Field Crops Research* 2: 309-331.
- Sartie A., Franco J., Asiedu R. 2012. Phenotypic analysis of tuber yield- and maturity-related traits in white yam (*Dioscorea rotundata*). *African Journal of Biotechnology* 11: 3964-3975.
- Schaeffer D. L. 1980. A model evaluation methodology applicable to environmental assessment models. *Ecological Modelling* 8: 275-295.
- Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671-675.
- Scott G.J., Rosegrant M.W., Ringler C. 2000. Global projections for root and tuber crops to the year 2020. *Food Policy* 25: 561-597.
- Sestak Z., J. Catsky, Jarvis P. G. 1971. Plant photosynthetic production. Manual of methods. Junk, The Hague.
- Shipley B., Meziane D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* 16: 326-331
- Shiwashi H., Ayankanmi T., Asiedu R. 2002. Effect of daylength on the development of tubers in yams (*Dioscorea* spp.). *Tropical Science* 42: 162-170.
- Shiwachi H., Kikuno H., Fashola R., Asiedu R. 2008. Enhancing off-season yam production in Nigeria. *African Journal of Agricultural Research* 3: 407-411.

- Sinoquet H., Andrieu B. 1993. The geometrical structure of plant canopies: characterization and direct measurement methods. In *Crop structure and light microclimate, characterization and applications* (Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H., eds.), INRA, Paris.
- Smith H.F. 1938. An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops. *Journal of Agricultural Science* 28: 1-23.
- Sobulo R.A. 1972. Studies on white Yam (*Dioscorea rotundata*) I- Growth analysis. *Experimental Agriculture* 8: 99-106.
- Sprugel D. G. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64: 209-210.
- Storck L. 2011. Partial collection of data on potato yield for experimental planning. *Field Crop Research* 121: 286-290.
- Storn R., Price, K. 1997. Differential Evolution – A simple and efficient heuristic for global optimization over continuous spaces. *Journal of Global Optimization* 11: 341-359.
- Tierney L., Kadane J.B. 1986. Accurate approximations for posterior moments and marginal densities. *Journal of the American Statistical Association* 81: 82-86.
- Tixier P., Malezieux E., Dorel M. 2004. SIMBA-POP: a cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest. *Ecological Modelling* 180: 407-417.
- Treche S. 1989. Potentialités nutritionnelles des ignames (*Dioscorea* spp.) cultivées au Cameroun. PhD Thesis, Université de Montpellier II, Paris.
- Treche S., Guion P. 1979. Etude des potentialités nutritionnelles de quelques tubercules tropicaux au Cameroun : I. Influence de la maturité à la récolte. *Revue Science et Technique* 1: 55-71.
- Trouslot M.F. 1983. Analyse de la croissance de l'igname *Dioscorea* complexe *cayenensis rotundata*. Thèse de Docteur es Science. Serie E N° 326, Université de Clermont Ferrand II, Clermont Ferrand.
- Uduebo A.E. 1970. Physiological studies on the proliferation and development of the axillary tissue of *Dioscorea bulbifera* L. *Journal of West African Science Association* 15: 57-62.

- Vaillant V., Bade P., Constant, C. 2005. Photoperiod affects the growth and development of yam plantlets obtained by in vitro propagation. *Biologia Plantarum* 49: 355-359.
- Van der Zaag D. E., Van Loon C. D. 1987. Effect of physiological age on growth vigour of seed potatoes of two cultivars. 5. Review of literature and integration of some experimental results. *Potato Research* 30: 451-472.
- Van Loon C. D. 1987. Effect of physiological age on growth vigour of seed potatoes of two cultivars. 4. Influence of storage period and storage temperature on growth and yield in the field. *Potato Research* 30: 441-450.
- Varshney R. K., Ribaut J. M., Buckler E. S., Tuberosa R., Rafalski J. A., Langridge P. 2012. Can Genomics Boost Productivity of Orphan Crops? *Nature Biotechnology* 30: 1172-1176.
- Vega C.R.C, Sadras V.O. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany* 91: 795-805.
- Vernier P. 1998. L'intensification des techniques de culture de l'igname. Acquis et contraintes. In *L'igname, plante séculaire et culture d'avenir* (Berthaud J., Bricas N., Marchand J.L., eds). Actes du séminaire international, 3-6 juin 1997, Cirad-Inra-Orstom-Coraf, Montpellier, France.
- Vernier P., Dossou R.A., Letourmy P. 1999. La fabrication de cossettes à partir d'ignames *Dioscorea alata* : influence de la variété et du type de cossette sur le séchage, la conservation et les qualités organoleptiques. *African journal of root and tuber crops* 3: 62-67.
- von Hippel P. 2005. Mean, median, and skew: Correcting a textbook rule. *Journal of Statistics Education* 13(2).
- Waitt A.W. 1965. A key to some Nigerian varieties of yam (*Dioscorea* spp.). Fed. Dept. Agric. Res., Nigeria.
- Walter H., Harnickel E., Mueller-Dombois D. 1975. Climate Diagram Maps of the Individual Continents and the Climatic Regions of the Earth. Springer-Verlag, New York.
- Walther B.A., Moore J.L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815-829.
- Wang, E., Engel T. 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems* 58: 1-24.

- Ward M.P. 2013. Bayesian graphical modelling: applications in veterinary epidemiology. *Preventive Veterinary Medicine* 110: 1-3.
- WECARD 2011. Promotion of improved yam minisett technology to improve productivity and reduce excessive use of food yam for planting in West Africa. <http://www.coraf.org/database/projet/programmedetail.php?detail=SC/02/CP/USAI> D/ 2009-11/ (last accessed 21 March 2014).
- Weiner J., Solbrig O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61, 334-336.
- Weiner J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology* 66: 743-752.
- Weiner J., Thomas S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47: 211-222.
- Werth M., Spiegel A. K., Kazda M. 2013. Leaf allocation patterns and ¹³C and ¹⁵N natural abundances of tropical lianas (*Passiflora* sp.) as dependent on external climbing support. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 49: 98-108.
- Wickham L.D., Wilson L.A., Passam H.C. 1997. The anatomical origin of the primary nodal complex during vegetative propagation in yam (*Dioscorea* spp.) tubers. In *Séminaire international sur l'igname. Les colloques de l'Inra* (INRA, ed.), Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.
- Wilson L.A. 1977. Root Crops. In *Ecophysiology of tropical crops* (Alvin P.T., Kozlowski T.T., eds.), Academic Press, New York, USA.
- Wright I.J., Clifford H.T., Kidson R., Reed M.L., Rice B.L., Westoby M. 2000. A survey of seed and seedling characters in 1744 Australian dicotyledon species: cross-species trait correlations and correlated trait-shifts within evolutionary lineages. *The Biological Journal of the Linnean Society* 69: 521-547.
- Wurr D.C.E., Fellows J.R., Lynn J.R., Allen E.J. 1993. The impact of some agronomic factors on the variability of potato tuber size distribution. *Potato Research* 36: 237-245.
- Yin X., Goudriaan J., Lantinga E.A., Vos J., Spiertz H.J. 2003. A flexible sigmoid function of determinate growth. *Annals of Botany* 91: 361-371.

Zinsou C. 1998. Physiologie et morphogenèse de l'igname (*Dioscorea* spp.). In *L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international* (Berthaud J., Bricas N., Marchand J.L., eds.), Cirad Inra Orstom Coraf, Montpellier, France.

Table des figures

Figure 1. Production annuelle d'ignames dans le monde par pays (t) et par habitant (kg habitant ⁻¹).	17
Figure 2. Tonnage (en millions de tonnes) et valeur (en millions de dollars) des principales productions alimentaires végétales en Afrique de l'Ouest en 2012 (FAOSTAT 2014).	18
Figure 3. Nombre de publications recensés dans le Web of Science © entre 1970 et 2014 pour l'igname (<i>Dioscorea alata</i> et <i>D. rotundata</i> en bleu) et la pomme de terre (<i>Solanum tuberosum</i> en rouge).	19
Figure 4. Les lianes de <i>D. rotundata</i> utilisent tous les supports accessibles pour leur croissance. 20	
Figure 5. Germination de semenceaux d'igname en cours de stockage.....	21
Figure 6. Tubercules de <i>D. rotundata</i> cv. Laboko développés dans un sol meuble (à gauche) et tassé (à droite).	22
Figure 7. Représentation schématique du cycle de l'igname et de sa production de biomasse en Afrique de l'Ouest.	23
Figure 8. Détails de la levée des premiers organes (à gauche) : (a) la tige, (b) le complexe nodal primaire, (c) le pré-tubercule en stagnation, (d) semenceau, et (e) racine coronaire ; et émergence de <i>D. rotundata</i> cv. Morokorou (au centre) et <i>D. alata</i> cv. Florido (à droite).	24
Figure 9. Morphologie caulinaires de <i>D. rotundata</i> cv. Morokorou durant les premiers stades de croissance.....	25
Figure 10. Excavation du système racinaire de <i>D. rotundata</i> cv. Gnidou, sept semaines après plantation, à plat (à gauche) et en butte (à droite).	26
Figure 11. Floraison chez l'igname : inflorescence mâle (à gauche), inflorescence femelle (au centre) et graines (à droite).	27
Figure 12. Installation d'une culture d'igname par défriche-brûlis après une jachère longue (> 15 ans).	28
Figure 13. Buttes d'igname avant plantation en zone Bariba à Fo-Boure, Nord Bénin (à gauche) et en zone Mahi à Ouédémé, Centre Bénin (à droite).	29
Figure 14. Sevrage de <i>D. rotundata</i> cv. Morokorou.	30

Figure 15. Réalisation des chapeaux sur les buttes d'igname, à partir des déchets végétaux trouvés sur place.	31
Figure 16. Marché saisonnier de bord de route à Dassa, Centre Bénin (à gauche) et marché de Glazoué, Centre Bénin (à droite).	32
Figure 17. Igname pilée (fufu).	33
Figure 18. Transformation de l'igname en amala : (a) séchage, (b) vente de cossettes sur le marché, (c) pilage des cossettes, (d) farines de cossette, (e) mélange de la farine de cossette dans l'eau bouillante, et (a) pâte de farine de cossette (amala).....	34
Figure 19. Augmentation relative de la production, de la surface et du rendement en ignames alimentaires depuis 1961 en Afrique de l'Ouest.	35
Figure 20. Culture associée d'igname et de <i>Pueraria phaseoloides</i> (a), installation d'une jachère améliorée de <i>P. phaseoloides</i> (b), tuteurage vivant de l'igname avec du <i>Gliricidia sepium</i> (c), et jachère améliorée de <i>Mucuna pruriens</i> (d).....	36
Figure 21. Courbes de Lorenz pour deux populations contrastées : une population où la variabilité est principalement due à un petit nombre de très grands individus (rouge) et une population où la variabilité est principalement due à un grand nombre de petits individus (bleu). La ligne en pointillé représente l'absolue égalité entre individus. G' est le coefficient de Gini et S le coefficient d'asymétrie de Lorenz.	40
Figure 22. Carte d'Afrique et localisation des sites d'étude sur la carte administrative du Bénin (latitudes en ordonnées et longitudes en abscisses).....	43
Figure 23. Climatogramme de Cotonou (en 2007 (a), 2008 (b), 2009 (c)) et de Glazoué (en 2007 (d), 2008 (e) et 2009 (f)). Les températures moyennes mensuelles et les cumuls de précipitations mensuels sont mis en graphique avec un rapport d'échelle de 1:2 afin de permettre une appréciation rapide des mois secs (aires en pointillés rouges), humides (aires hachurée en bleu) et très humides (aires colorée en bleu). L'échelle des précipitations change au-delà de 100 mm par mois. Les températures annuelles minimales et maximales sont présentées à côté des ordonnées. La température moyenne annuelle et la pluviométrie totale annuelle sont présentées en titre pour chaque climatogramme (Walter <i>et al.</i> 1975).	45
Figure 24. Dispositifs de terrains installés à Cotonou : mesure de l'interception du rayonnement solaire par la culture d'igname à l'aide d'un ceptomètre (a), étude de l'architecture aérienne de l'igname à l'aide d'un dispositif de type "corde à linge" (b), estimation du recouvrement du sol par une culture d'igname à l'aide de l'analyse d'image (c), observation de l'architecture	

racinaire (d), et étude de la dynamique racinaire de l'igname à l'aide des rhizotrons de terrain (e).....	49
Figure 25. Distribution of the weekly proportion of emergence for <i>D. alata</i> and <i>D. rotundata</i> averaged over trials carried out from 2006 to 2009. Error bars indicate standard deviations between years.....	63
Figure 26. Plant tuber weight as a function of time of <i>D. alata</i> (in red) and <i>D. rotundata</i> (in blue) for three different emergence classes: P0-20 is the first 20 percentile emergence class (solid line), P40-60 is the 40th to 60th percentile class (dotted line) and P80-100 is last 20 percentile class (dashed line). Lines correspond to the fitted beta growth model.....	65
Figure 27. Frequency distribution of: plant tuber dry weight (a) and (b), number of tubers per plant (c) and (d), and tuber dry weight (e) and (f) of early (P0-20 is the top 20 percentile emergence class) and late (P80-100 is last 20 percentile emergence class) emergence class for two yam species (<i>D. alata</i> and <i>D. rotundata</i>). Lines correspond to the adjusted empirical probability density function for early (solid line) and late (dotted line) emergence classes. .	66
Figure 28. Graphical presentation of the dispersion of the main variables for <i>D. alata</i> (red) and <i>D. rotundata</i> (blue): (A) the count of sprouted and unsprouted seed-tubers, (B) the seed-tuber weight per mound, (C) the emergence date, (D) the number of main stems per mound, (E) the number of nodes carrying cataphyll per mound, (F) the number of tubers per mound, (G) the mean tuber fresh weight per mound, and (H) the plant fresh yield per mound. The colored box corresponds to the inter-quartile range (IQR). The upper and lower whisker extends from the box to the highest and lowest value that is within 1.5 * IQR. Data beyond the end of the whiskers are outliers and plotted as points.....	78
Figure 29. Morphology of yam (<i>D. rotundata</i>) early stage (from the planting date until appearance of the first true leaf).	79
Figure 30. Directed acyclic graph of globally optimal multivariate regression model of <i>D. alata</i> early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. Red arcs indicate a negative relationship between two variables while green arcs denote a positive relationship. Dashed arcs represent arcs which were not recovered in at least 50% of the directed acyclic graphs based on the 10000 bootstrapping replicates. ...	82
Figure 31. Number of arcs recovered in 10000 bootstrapping replicates for <i>D. alata</i> (red) and <i>D. rotundata</i> (blue).....	83
Figure 32. Comparison of goodness of fit for different parent limits for <i>D. alata</i> (red) and <i>D. rotundata</i> (blue).....	84

Figure 33. Directed acyclic graph of final best multivariate regression model of *D. rotundata* early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. White nodes belong to the category of variables linked to practices at planting, black nodes belong to variables of plant yield components and grey nodes belong to variables linked to the plant's early growth. Dashed arcs indicate a negative relationship between two variables while solid arcs denote a positive relationship. Arcs are labelled with the standardized median marginal posterior density and the frequency at which each arc was recovered in bootstrapping in brackets.....85

Figure 34. Directed acyclic graph of final best multivariate regression model of *D. alata* early growth variables on plant yield and yield components using an exact search additive Bayesian model. White nodes belong to the category of variables linked to practices at planting, black nodes belong to variables of plant yield components and grey nodes belong to variables linked to the plant's early growth. Dashed arcs indicate a negative relationship between two variables while solid arcs denote a positive relationship. Arcs are labelled with the standardized median marginal posterior density and the frequency at which each arc was recovered in bootstrapping in brackets.....86

Figure 35. Forest plot of the median effect (dot) of the distribution of the marginal posterior for *D. rotundata* (blue) and *D. alata* (red). Quantile-based 95% probability intervals are given using horizontal lines.87

Figure 36. Reserves content in seed-tubers of *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue). The proportion (%) corresponds to the percentage of dry matter on a fresh weight basis and to the percentage of nitrogen, phosphorus and potassium on a dry weight basis respectively. The filled box corresponds to the inter-quartile range (IQR). The upper and lower whisker extends from the box to the highest and lowest value that is within 1.5 * IQR. Data beyond the end of the whiskers are outliers and plotted as points.89

Figure 37. Statistical analysis (Student's t-test for paired data) of the deviation between the estimated and observed leaf area, leaf mass and stem mass. Estimates were based on the final best models (pooled or species-specific) of this study and models from literature where available. Vertical bars denote the bias and spreads denote 95% confidence intervals. ns = non-significant, * significant at $P < 0.05$, ** significant at $P < 0.01$ and *** significant at $P < 0.001$110

Figure 38. Diagnostic plots of allometric models to predict leaf area (A) and stem mass (B) for the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). (A) Main plot presents the regression of estimated vs. actual values (black line and equation) of the pooled allometric model for leaf area estimation from linear measurement, while the inset presents the residuals of the model compared to the data estimated by the model. (B) Main plot

presents the regression of estimated vs. actual values (lines and equations) of the species-specific allometric model for stem mass estimation from crop leaf area, while the inset presents the residuals of the model compared to the data estimated by the model.....112

Figure 39. The main plot (A) presents the bootstrapped ($n=100$) estimate of the parameter b of the stem mass model ($SM = a LAb$) as a function of the sample size. The dashed grey lines of the main plot represent the 99% confidence intervals of the mean of the conversion factor for each sample size. The inset (B), presents the model bias as a function of the sample size..... 113

Figure 40. *D. alata* (red) and *D. rotundata* (blue) selling price at the market of Glazoué (Benin) depending on the size of the tuber (circle: tuber size between 0.8 and 2.5 kg; triangle: tuber size over 2.5 kg). Error bars are standard deviation of mean price over 2007, 2008 and 2009. 126

Figure 41. Estimated against observed outputs of best model components: plant leaf area (a and b) and plant yield (c and d) of the two main yam species: *D. alata* (in red) and *D. rotundata* (in blue) as influenced by temperature and daylength from plant emergence.129

Figure 42. Temperature (a), photoperiod (b) and estimated growth stage durations (c and d) as a function of emergence date of the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). EM-TI is the vegetative phase, and TI-HA the tuberization phase. The density plot at the top of the figure presents the density function of the observed emergence dates of both yam species within the six experiments of the current study..... 130

Figure 43. Influence of the planting date on the estimated yield differences between improved (solid line) and traditional (dashed line) cropping systems of the two main yam species (*D. alata* in red and *D. rotundata* in blue). The black arrow indicates the traditional planting date in West Africa. 131

Figure 44. Yield (t of tuber dry matter per ha) of the traditional cropping system (a and b) and yield improvement linked to the use of improved planting material (c and d) for the two main yam species, *D. alata* (in red) and *D. rotundata* (in blue) as a function of planting date and seed-tuber weight. Contour lines represent level of equal yield (a and b) or yield improvement (c and d). 132

Figure 45. Profitability ($k\text{€ ha}^{-1}$) of the traditional cropping system for *D. alata* (a) and *D. rotundata* (b) and profitability improvement linked to the use of improved planting material for *D. alata* (c) and *D. rotundata* (d) as a function of planting date and seed-tuber weight. Contour lines represent level of equal profitability (a and b) and profitability improvement (c and d). 133

Liste des tableaux

Tableau 1. Principales caractéristiques pédologiques des deux sites d'expérimentation de 2007 à 2009.....	46
Tableau 2. Expérimentations de thèse. N_{ech} et N_{rec} présentent respectivement le nombre d'échantillons utilisés pour les observations additionnelles et le nombre de plants récoltés en fin de saison pour la mesure des composantes du rendement. Ch.3, Ch.4 et Ch.5 indiquent les jeux de données utilisés dans les chapitres 3, 4 et 5 respectivement. Fl=Florida, Mo=Morokorou, Ko=Kokoro, Gn=Gnidou.	47
Table 3. Trials soil characteristics.	58
Table 4. Individual yield inequality statistics: number of samples (N), coefficient of variation (CV), unbiased Gini coefficient (G') and Lorenz asymmetry coefficient (S). Yield values having different letters are significantly different at the 5% level.....	62
Table 5. Summary of individual plant weight statistics over time. DAE is the number of days after 50% emergence, N is the number of observations and CV is the coefficient of variation	63
Table 6. Beta growth function parameters fitted to emergence classes and yam species. P0-20 is the first 20 percentile class, P20-40 is the 20th to 40th percentile class, P40-60 is the 40th to 60th percentile class, P60-80 is the 60th to 80th percentile class, P80-100 is last 20 percentile class. Wmax is the maximum value of tuber weight, te is the time at maximum tuber weight and tm is the time at maximum growth rate. Model parameters with different letters are significantly different at the 5% level for a given species.....	64
Table 7. Explanatory variables used to build the Bayesian model explaining plant yield.	77
Table 8. Marginal posterior quantiles for each effect parameter (precision and intercept terms not shown) in the final best model associating early growth variables with yield components of <i>D. alata</i> and <i>D. rotundata</i>	88
Table 9. Experiment characteristics of each data set used in this study.	101
Table 10. Summary (minimal, maximal and mean \pm SD values) of the calibration and validation datasets used to build predictive allometric models to assess vegetative growth of the two main species of yam.	106

Table 11. Candidate allometric models ranked by performance metrics: Akaike Information Criteria (AIC), mean percent standard error ($\overline{S\%}$), adjusted coefficient of determination (R^2) and, the model bias ($\overline{b\%}$); L is the maximum length, M is the midrib length, W is the maximum width, a and b are model parameters.....	107
Table 12. Summary of the relative influence of the experimental factors on the allometric models. Bootstrap confidence intervals for relative importance were based on 1000 samples. Differences in model performance were calculated between the minimal adequate model and the equivalent pooled regression (i.e. ΔR^2 : difference in adjusted coefficient of determination, ΔAIC : difference in Akaike Information Criteria, $\Delta \overline{S\%}$: difference in mean percent standard error and, $\Delta \overline{b\%}$: difference in the model bias). L is the maximum length, M is the midrib length and W is the maximum width.	108
Table 13. Summary of final model parameter values (mean and confidence interval, CI) and performance at calibration and validation stage. Performance statistics: the adjusted coefficient of determination (R^2), mean percent standard error ($\overline{S\%}$) and, the model bias ($\overline{b\%}$).	110
Table 14. Characteristics of the plant populations generated for the simulation study	125
Table 15. Comparison of global and species-specific model's performances	127
Table 16. Parameter estimates for the selected species-specific models during vegetative and tuberization phases.....	128